



**COLONIZACIÓN POR MACROINVERTEBRADOS ACUÁTICOS EN
DOS SUSTRATOS EN LA PARTE MEDIA DEL RÍO GAIRA
(SIERRA NEVADA DE SANTA MARTA - COLOMBIA)**

CRISTIAN ALBERTO PADILLA GARCÍA

Trabajo de Grado Presentado Como Requisito para Optar al Título de Biólogo

Director:

CESAR ENRIQUE TAMARIS TURIZO, M.Sc.

**UNIVERSIDAD DEL MAGDALENA
FACULTAD DE CIENCIAS BÁSICAS
PROGRAMA DE BIOLOGÍA
SANTA MARTA D. T. C. H.**

2012

NOTA DE ACEPTACIÓN

PRESIDENTE DEL JURADO

JURADO

JURADO

Santa Marta, Febrero de 2012

DEDICATORIA...

A mis padres Domingo Padilla y Angela García, mis hermanas Ingris y Derlis Padilla, A mi abuela Ana Clara que sentada a la diestra del padre cuida mis pasos y me alumbra el camino. A todos mis familiares, a todos los que creen que los matorrales apenas comienzan a mostrar el verdadero camino. Gracias por el amor y apoyo incondicional que me han brindado, aun cuando no lo he necesitado; por siempre creer en mí y en el proyecto de vida que he emprendido. Con todo mi corazón lleno de amor y gratitud especialmente para Ingris... mi hermanita, sin ti esto no gozara de éxito, te debo mi vida, te debo lo que he logrado. A ti Yuris, porque en los momentos mas difíciles tus palabras de aliento y disposición de ayuda fueron fundamentales, pero sobre todo por el amor y la paz que has traído a mi vida.

Cris...

AGRADECIMIENTOS

El autor de esta memoria quiere dar los agradecimientos a las distintas instituciones y personas que apoyaron la ejecución del proyecto, ellos son:

Al director de este trabajo, Cesar Tamaris Turizo, por sus invaluable consejos y recomendaciones, por estar siempre atento y dispuesto a trabajar en cada una de las fases de ejecución, por ser la primera persona en hablarme del maravilloso mundo de la Limnología... de los macroinvertebrados acuáticos.

Agradezco de forma especial al Grupo de Investigación en Limnología Neotropical (GILIN), por su apoyo científico, logístico y académico, a Cristian Guzmán y Gustavo. A Efrain Rada por su invaluable colaboración en laboratorio, a Daniel Serna por su ayuda en la identificación de los Tricópteros, a Cristian Granados por los consejos y ayuda reciproca en la identificación de los taxones.

A la Vicerrectoría de investigación de la Universidad del Magdalena, que mediante el programa “Semilleros de Investigación” se financio la totalidad del proyecto.

A los profesores Miguel Cantillo y Tania de la Hoz, por sus importantes consejos y por tenerme siempre en cuenta. También por enamorarme de la Limnología. Al Profesor German Blanco, por sembrar la semilla investigadora en mí.

Agradezco de forma especial a mi compañero, colega y buen Amigo Cristian Guzmán-Soto, por trabajar siempre de la mano con migo, por estar siempre dispuesto a ir a campo y mirar los “bichos”, por su invaluable apoyo en todo momento... muchas gracias. También a mis amigos Mayerling Socarras, Yahainis Duran y Gustavo Rúa García.

A la Fundación Pro-Sierra Nevada de Santa Marta, por apoyarme en algunas salidas de campo y por brindarme la ayuda que siempre solicité.

A los profesores Juan Carlos Narváez, Luis Orlando Duarte y Javier Rodríguez, por los consejos en el manejo estadístico de los datos.

Al señor Mike Weber, propietario de la hacienda La Victoria, así como a los trabajadores, por su apoyo en la fase de campo.

CONTENIDO

DEDICATORIA.....	III
AGRADECIMIENTOS	IV
CONTENIDO.....	VI
LISTA DE TABLAS.....	VIII
LISTA DE FIGURAS	IX
LISTA DE ANEXOS	XII
1. INTRODUCCIÓN	13
2. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA	15
3. ANTECEDENTES	17
4. JUSTIFICACIÓN	20
5. OBJETIVOS	21
5.1. General.....	21
5.2. Específicos	21
6. HIPÓTESIS.....	22
7. ÁREA DE ESTUDIO	23
8. MATERIALES Y MÉTODOS	24
8.1. FASE DE CAMPO.	24
8.1.1. Recolecta de Macroinvertebrados Colonizadores.	24
8.1.2. Medición de Variables Hidráulicas.....	25
8.2. FASE DE LABORATORIO.	25
8.3. DETERMINACIÓN DEL ÁREA DE LOS SUSTRATOS NATURALES.	25
8.4. ANÁLISIS DE DATOS.	26
8.4.1. Prueba Estadística.	27
9. RESULTADOS.....	28
9.1. RÉGIMEN HIDROLÓGICO E HIDRÁULICO.	28
9.2. ABUNDANCIA GENERAL DE MACROINVERTEBRADOS COLONIZADORES.....	31
9.2.1. Macroinvertebrados Colonizadores en el Sustrato Natural.....	32
9.2.2. Macroinvertebrados Colonizadores en el Sustrato Artificial.	32

9.3. CARACTERIZACIÓN DE LOS SUSTRATOS Y ESTACIONES A PARTIR DE LA COMUNIDAD DE MACROINVERTEBRADOS COLONIZADORES.....	34
9.4. PATRONES DE COLONIZACIÓN.....	38
9.4.1. Relación del Caudal con la Dinámica de Colonización.	38
9.4.1.1. Época Lluviosa.....	38
9.4.1.2. Época Seca.....	41
9.4.2. Modelos de Colonización de los Taxones más Representativos.....	44
10. DISCUSIÓN	52
10.1. CAMBIOS EN LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE MACROINVERTEBRADOS COLONIZADORES SEGÚN EL TIPO DE SUSTRATO....	52
10.2. RELACIÓN DEL CAUDAL CON LA DINÁMICA DE COLONIZACIÓN POR MACROINVERTEBRADOS ACUÁTICOS.....	53
10.3. MODELOS DE COLONIZACIÓN DE MACROINVERTEBRADOS ACUÁTICOS A PARTIR DE LOS TAXONES MÁS REPRESENTATIVOS	56
11. CONCLUSIONES.....	59
12. BIBLIOGRAFÍA.....	61
ANEXOS.....	67

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Abundancia de los órdenes de macroinvertebrados colonizadores recolectados en sustratos naturales y artificiales en dos periodos climáticos (época seca y lluviosa), (*) Principales grupos.	32
Tabla 2. Contribución porcentual (%) de los géneros de macroinvertebrados que aportan con el 90% de la similitud entre las épocas climáticas. (*) Géneros presentes en las dos épocas.	36
Tabla 3. Abundancia y disimilitud promedio de los principales géneros de macroinvertebrados tipificantes de la diferencia entre épocas climáticas.	37
Tabla 4. Comparaciones entre el tipo de sustrato y épocas climáticas para la densidad (No.m^{-2}) de macroinvertebrados colonizadores. Nat= Sustrato natural, Art= Sustrato artificial; W= estadístico de Mann-Whitney (Wilcoxon); P= probabilidad; R^2 = estadístico R-Cuadrada; r_s = Coeficiente de correlación de Sperman; *= $P<0.05$; **= $P<0.01$	51

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** *Ubicación del área de estudio parte media del río Gaira, Hacienda La Victoria - Sector Honduras, (Sierra-Labastidas y Reyes Picón 2005).* 23
- Figura 2.** Precipitación multianual (1980-2004) registradas en las estaciones meteorológicas e hidrológicas del IDEAM en la cuenca del río Gaira y zonas adyacentes. 28
- Figura 3.** Caudales medios diarios del río Gaira en una estación limnigráfica (IDEAM. Ref 1501703, 650 msnm) durante mayo de 2010 a abril de 2011 (a). Variación diaria del caudal durante el desarrollo del experimento en la época lluviosa (septiembre 12 a octubre 24 de 2010) (b). Variación diaria del caudal durante el desarrollo del experimento en la época seca (enero 15 a febrero 19 de 2011) (c). 29
- Figura 4.** Caudales promedios durante los muestreos, medidos con correntómetro, para la época seca y lluviosa. 30
- Figura 5.** Abundancia general de los macroinvertebrados acuáticos, los datos son expresados en porcentaje y separados por época climática y tipo de sustrato. 31
- Figura 6.** Abundancia porcentual de Macroinvertebrados acuáticos en sustratos naturales (N= 440), los datos corresponden a las épocas climáticas seca y lluviosa. 33
- Figura 7.** Abundancia porcentual de Macroinvertebrados acuáticos en sustratos artificiales (N= 317), los datos corresponden a las épocas climáticas seca y lluviosa... 33
- Figura 8.** Ordenación por nMDS de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos según la época climática y el tipo de sustrato. 34

Figura 9. Modelos nulos generados por el análisis de similitud (ANOSIM) entre sustratos (a) ($R = 0.015$; $P > 0.05$) y entre las épocas (b) ($R = 0.22$; $P < 0.005$).	35
Figura 10. Taxones tipificantes responsables de la baja similitud entre las épocas climáticas de estudio.	36
Figura 11. Patrones de colonización y relación con el caudal para la abundancia relativa de macroinvertebrados acuáticos ($N_{\text{Artificial}} = 296$; $N_{\text{Natural}} = 773$) en sustratos naturales y artificiales en la época lluviosa. $r_s = 0.45$; $R^2 = 0.21$	39
Figura 12. Diagrama de comparación de medianas de la abundancia relativa de macroinvertebrados acuáticos en sustratos naturales (Nat) y artificiales (Art) en la época lluviosa. $N = 35$; $W = 21.5$; $P > 0.05$	39
Figura 13. Patrones de colonización y relación con el caudal para la riqueza relativa de macroinvertebrados acuáticos ($N_{\text{Artificial}} = 39$; $N_{\text{Natural}} = 49$) en sustratos naturales y artificiales en la época lluviosa. $r_s = 0.73$; $R^2 = 0.53$	40
Figura 14. Diagrama de comparación de medianas de la riqueza relativa de macroinvertebrados acuáticos en sustratos naturales (Nat) y artificiales (Art) en la época lluviosa. $N = 35$; $W = 23.5$; $P > 0.05$	41
Figura 15. Patrones de colonización y relación con el caudal para la abundancia relativa de macroinvertebrados acuáticos ($N_{\text{Artificial}} = 1789$; $N_{\text{Natural}} = 1061$) en sustratos naturales y artificiales en la época seca. $r_s = 0.78$; $R^2 = 0.60$	42
Figura 16. Diagrama de comparación de medianas de la abundancia relativa de macroinvertebrados acuáticos en sustratos naturales (Nat) y artificiales (Art) en la época seca. $N = 35$; $W = 25.5$; $P < 0.05$	42

Figura 17. Patrones de colonización y relación con el caudal para la riqueza relativa de macroinvertebrados acuáticos ($N_{\text{Artificial}} = 35$; $N_{\text{Natural}} = 42$) en sustratos naturales y artificiales en la época seca. $r_s = 0.54$; $R^2 = 0.30$	43
Figura 18. Diagrama de comparación de medianas de la riqueza relativa de macroinvertebrados acuáticos en sustratos naturales (Nat) y artificiales (Art) en la época seca. $N = 35$; $W = 24.0$; $P > 0.05$	44
Figura 19. Modelos comparativos de colonización para el género <i>Simulium</i> en la época lluviosa (a), en la época seca (b), en el sustrato natural (c) y artificial (d).	45
Figura 20. Modelos comparativos de colonización para la Subfamilia Orthocladinae en la época lluviosa (a), en la época seca (b), en el sustrato natural (c) y artificial (d).....	47
Figura 21. Modelos comparativos de colonización para el género <i>Leptohyphes</i> en la época lluviosa (a), en la época seca (b), en el sustrato natural (c) y artificial (d).	48
Figura 22. Modelos comparativos de colonización para el género <i>Baetodes</i> en la época lluviosa (a), en la época seca (b), en el sustrato natural (c) y artificial (d).	49
Figura 23. Modelos comparativos de colonización para el género <i>Smicridea</i> en la época lluviosa (a), en la época seca (b), en el sustrato natural (c) y artificial (d).	50

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. Esquema sintetizado del procedimiento para determinar el área de las piedras usadas como sustrato natural.	68
Anexo 2. Grafico del modelo lineal usado para calcular el área de las piedras usadas como sustrato natural.....	69
Anexo 3. Abundancia general de los grupos taxonómicos registrados durante el estudio. (1 2 8 16 24 32 42)= días de colonización; Nat= sustrato natural; Art= sustrato artificial; E1= época lluviosa; E2= época seca.	72

RESUMEN

Con el propósito de conocer la dinámica de colonización en dos tipos de sustratos por los macroinvertebrados acuáticos durante las épocas climáticas seca y lluviosa en el tramo medio del Río Gaira (900 m.s.n.m.), se usaron placas de cerámica como sustratos artificiales y guijarros como naturales, los cuales fueron recolectados a intervalos de 1, 2, 8, 16, 24, 32 y 41 días. Así se pudo evaluar las diferencias entre ambos sustratos y entre ambas épocas según la densidad de individuos colonizadores, la abundancia y riqueza, además de determinar la influencia del caudal sobre estas variables. En cuanto a los sustratos, no se detectaron diferencias estadísticamente significativas (ANOSIM: $p > 0.05$; R: 0.015); aunque en sustratos naturales la abundancia fue mayor; mientras que para las épocas se presentaron diferencias significativas (ANOSIM: $p < 0.05$; R: 0.267); siendo la época seca donde se presenta la mayor abundancia y riqueza. En cuanto a los taxones colonizadores los más abundantes fueron Simulium, Heterelmis, Baetodes, Anacroneuria, Leptohyphes y Orthocladiinae. En cuanto a la riqueza fue mayor en la época lluviosa sustratos naturales (49 taxones) y menor en la época seca sustrato artificial (35 taxones). En términos generales se observó que ambos sustratos evaluados presentan características similares en abundancia y riqueza, mientras que la época climática es un factor determinante en el proceso de colonización, el aumento de las precipitaciones va acompañado de la disminución de los organismos colonizadores en ambos sustratos, aunque no se observó una relación clara con el caudal y las variables evaluadas.

1. INTRODUCCIÓN

Los macroinvertebrados acuáticos son de gran importancia ecológica, ya que constituyen la conexión entre los recursos basales (detritos y algas) y los peces en los ambientes loticos (Hynes, 1970; Allan, 2007). En este grupo se incluyen los Arthropoda, Mollusca, Annelida, Nematoda y Platyhelminthes; dentro de estos, los Artrópodos son el grupo más representativo con los insectos (Hauer y Resh 2007), estos presentan estados larvales acuáticos muy extensos mientras que la etapa adulta es terrestre y de corta duración. Los órdenes más importantes de insectos en su etapa larval en los ríos comprenden a Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Diptera, Coleoptera, Hemiptera, Megaloptera, y Odonata (Giller y Malmqvist 1998).

La capacidad de dispersión es determinante en la distribución y diversidad de los organismos, algunos modos por los que los organismos se dispersan incluyen nadar, ser arrastrados por la corriente (deriva), transporte en los pies e intestinos de otros animales (insectos, aves y mamíferos) y la dispersión por el viento (Dodds 2002).

La colonización se define como la secuencia de sucesos que conducen al establecimiento de individuos, poblaciones, especies, comunidades o grupos más grandes en lugares donde estaban ausentes, al menos temporalmente (Sheldon 1984). Estos procesos se han estudiado en diferentes escalas espaciales y temporales (Mackay 1992), y en ambientes acuáticos se presenta en sustratos como hojarasca, trozos de árboles, gravas, rocas y últimamente se ha descrito en sedimento (Thorp *et al.* 1985) y ocurre constantemente en los ríos como respuesta a la denudación de los sustratos por efecto de tormentas, ruinas leñosas, remoción del sedimento, entradas de contaminantes tóxicos y temporadas de sequía.

Existen cuatro rutas para la colonización de macroinvertebrados, el primer mecanismo es la colonización río abajo, el cual es considerado como el mas común en las comunidades de macroinvertebrados; el segundo, es conocido como

colonización río arriba; el tercer mecanismo es el que ocurre desde la zona hiporreica a la superficie, esta ruta de colonización se ha documentado en muchos ríos de zonas templadas (Benzie 1984; Delucchi 1989; Boulton *et al.* 1991), determinándose que la zona hiporreica de los ríos puede proporcionar un hábitat favorable para los organismos cuando las condiciones de las superficies son desfavorables (Boulton 1988; Sedell *et al.* 1990; Clinton *et al.* 1996). Finalmente, se ha documentado que la colonización por medios aéreos es una de las rutas de dispersión más importantes, realizada por los individuos adultos voladores (Gray y Fisher 1981; Benzie 1984; Cushing y Gaines 1989; Mackay 1992).

Los mecanismos que impulsan a los macroinvertebrados acuáticos a colonizar nuevos microhábitats están determinados por eventos catastróficos (tormentas, erosión del sustrato) o conductuales como, la dispersión que forma parte del ciclo de vida o huir de depredadores (Hensen 2007).

La ecorregión Sierra Nevada de Santa Marta, por estar en la zona tropical y por ser un sistema montañoso aislado orográficamente de los andes, se caracteriza por presentar patrones hidrológicos, climáticos y de distribución de especies particulares (Sarmiento 1987; ProSierra 1998). Por lo anterior, es posible que los procesos ecológicos presenten características particulares a los ríos andinos; por tal razón, en este estudio se pretende evaluar tanto el papel de las variables hidrológicas en la colonización de macroinvertebrados acuáticos, como las tendencias temporales de la abundancia y riqueza en un sustrato natural y uno artificial en dos periodos climáticos (lluvias y sequia) en la parte media de la cuenca del río Gaira, Sierra Nevada de Santa Marta (SNSM).

2. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

El Caribe colombiano y en especial la zona de la Sierra Nevada de Santa Marta presenta un sistema aislado de montañas con un alto índice hídrico y ambientes propicios para el desarrollo de las comunidades de macroinvertebrados acuáticos (Zúñiga *et al.* 2001; Muñoz-Quesada 2004). Sin embargo son escasos los trabajos encaminados a la evaluación del proceso de colonización en sustratos naturales y su comparación con sustratos artificiales como posible alternativa.

La ecorregión Sierra Nevada de Santa Marta se encuentra sumida en un proceso de deterioro acelerado en sus ecosistemas (deforestación, erosión, disminución de los caudales de los ríos, contaminación de las aguas, etc.), debido principalmente a la creciente presión antrópica y a la falta de manejo adecuado de sus ecosistemas (Prosierra, 1997; Barbieri *et al.* 1999).

Los sistemas loticos juegan un rol determinante en la estabilidad y longevidad de las sociedades, por el aporte energético en términos de productividad y producción primaria y secundaria que estos brindan al planeta (Allan y Castillo, 2007), tal es el caso del río Gaira, el cual es una fuente importante de agua que ayuda en gran medida al sustento de los asentamientos humanos que giran sus actividades económicas (principalmente la ganadería y la agricultura) en torno a este y por proveer agua potable al sector de El Rodadero , y a otros en la ciudad de Santa Marta.

Las variaciones hidráulicas e hidrológicas conllevan cambios significativos en la estructura de las comunidades de los ecosistemas acuáticos continentales. Estos se encuentran relacionados con variaciones en el ciclo de vida de los organismos y con el metabolismo del sistema (Cano 2003; Ballesteros 2004).

Por lo anterior, en este trabajo se formulan las siguientes preguntas de investigación:

1. Cuáles son las diferencias entre épocas (lluviosa y seca) y entre tipos de sustrato (natural y artificial) según la abundancia y riqueza de macroinvertebrados acuáticos en la parte media del río Gaira?
2. ¿Cuál es el efecto del caudal en la dinámica de colonización por macroinvertebrados acuáticos en sustratos naturales y artificiales en los dos periodos hidráulicos en la parte media del Río Gaira?
3. ¿Cómo es la dinámica de colonización por macroinvertebrados acuáticos en sustratos naturales y artificiales en las épocas de sequía y lluviosa en la cuenca media del río Gaira?

3. ANTECEDENTES

Numerosos estudios han demostrado que los macroinvertebrados pueden colonizar rápidamente cualquier sustrato, aunque la tasa de colonización varía de acuerdo a las especies y a la distancia de la fuente de colonización, de la época del año y de las características físicas del sustrato (Williams 1980; Gore 1982; Lake y Doeg 1985; Peckarsky 1986). El tamaño del sustrato también juega un papel importante en la estructura de las comunidades de macroinvertebrados, ya que cada especie o grupo de organismo puede especializarse en un hábitat en particular, determinado por recursos alimentarios y reproductivos (Minshall 1984).

Los factores abióticos son responsables de cambios en la funcionalidad de los organismos, poblaciones y comunidades que colonizan nuevos hábitats (McCormick y Stevenson 1991), esto se ha mostrado en la mayoría de los estudios de colonización. Además, se ha discutido ampliamente sobre como las interacciones y estrategias dentro de las comunidades generan modelos sucesionales (Begon *et al.* 1996; Connell y Slatyer 1978), por lo que estas interacciones son tan determinantes en las comunidades como el efecto de los factores abióticos.

Además de cambios funcionales dentro de la comunidad, se presentan otros a nivel estructural como los tamaños corporales y la morfología. En estados iniciales de sucesión y colonización las especies presentan tamaños pequeños y morfología sencilla, mientras que en los estados tardíos las especies presentan tamaños grandes y morfología más compleja (Odum 1994; Margalef 1993). En la mayoría de estudios en diferentes escalas temporales se ha encontrado marcadamente el patrón de diversidad baja en la fase inicial y alta en la fase final de sucesión, mientras que son más complejos los ciclos de vida y las estrategias reproductivas a medida que avanzan las etapas de colonización (Sournia 1982).

En España, Australia y Estados Unidos se han desarrollado la mayoría de estudios de colonización (Minshall 1984). Las contribuciones hechas por Quinn *et al.* (1998) en

un estudio cuyo objetivo fue comparar la dinámica de este proceso entre un lago y un río, donde se registró que en los lagos, gracias a los patrones de resiliencia y resistencia, se presenta una dinámica diferente en la estructura y funcionalidad de los organismos colonizadores en comparación a los ríos; este aporte ha sido considerado como uno de los más importantes en este tema, dando bases para la formulación de muchas hipótesis y preguntas de investigación.

Mecanismos de colonización en otros sustratos han sido evaluados por Ken y Dodds (2004) en Australia, en este estudio se evaluó el proceso en la zona hiporreica, donde se determinó que los movimientos de los macroinvertebrados hacia el hiporreico están mediados por la distancia de la fuente de los potenciales colonos así como de las variaciones en la velocidad de la corriente en diferentes profundidades.

Doeg (1989) comparo la dinámica de colonización entre diferentes tipos de sustratos, en el cual se determinó el efecto de diferentes microhábitats sobre el patrón de colonización de macroinvertebrados acuáticos, donde se concluyó que la dinámica de colonización está regida tanto por las variables hidráulicas como por el tipo y disponibilidad del sustrato.

En el Sur América son aun insipientes los estudios de este tipo, en Chile y Argentina se han estudiado algunos aspectos sobre la dispersión de macroinvertebrados. (Aboim *et al* 2003) presentaron en el VI congreso de Ecología de Brasil los resultados de muchos años de investigación a cerca de biomonitorio con macroinvertebrados acuáticos, los cuales se describen como buenos indicadores ambientales, unidades de conservación y medidores del estado de la biodiversidad en un ecosistema; estos autores resaltan la eficiencia en el uso de colectores con sustratos artificiales para realizar estudios de este tipo.

De Souza *et al* (2008) evaluaron sustratos de grava, en los primeros estadios de sucesión los Chironomidae fueron los más representativos, hacia la mitad del

estudio dominaron los Crustáceos y Ostrácodos y al final de la sucesión los Oligochaeta, la principal conclusión de este trabajo es la categorización de este río como sistema alterado por presión antrópica, esto de acuerdo a sus métodos estandarizados para el biomonitoreo con sustratos artificiales. Machado de Carvalho y Sanches Uieda (2004) evaluaron las diferencias entre sustratos naturales y artificiales en un río de bajo orden, se encontró que el grupo más representativo fue la familia Leptohyphidae (Ephemeroptera) y que los sustratos artificiales son apropiados para la colonización por macroinvertebrados acuáticos como alternativa a los sustratos de roca.

Ríos (2008) evaluó la importancia del microhábitat, dinámica de deriva, papel de la materia orgánica y la importancia de la ovoposición en las comunidades de macroinvertebrados en un río Altoandino de Ecuador, en este estudio se relacionaron los factores mencionados sobre la respuesta de los organismos a las perturbaciones, los muestreos se realizaron en época seca y época de lluvias, se utilizaron sustratos artificiales (Placas de Cerámica) las cuales se distribuyeron en zona de rápidos y remansos. Los organismos más representativos en los primeros estadios de colonización fueron los Chironominae, Orthocladiinae y Tanytarsini (Diptera) y Leptohyphes (Ephemeroptera).

En Colombia hay un estudio realizado por Amaya y Donato (2008) en el Río Tota–Boyacá, con la utilización de sustratos artificiales dispuestos en forma de “edificio” se evaluó el efecto de la profundidad y del caudal en la colonización durante los dos periodos climáticos, en este estudio se encontró evidencia de: 1. el efecto de las variables hidrologías determinan la estructura de las comunidades colonizadoras, 2. la relación entre el caudal y la tasa de colonización fue inversa, entre la abundancia y la profundidad fue directa, 3. se presentó una mayor abundancia y diversidad en el fondo que en los sustratos colocados en la columna de agua. De acuerdo a esto, el conjunto de variables hidrológicas tiene una influencia definitiva sobre la riqueza, abundancia y el establecimiento de los macroinvertebrados en los sustratos artificiales.

4. JUSTIFICACIÓN

La dinámica de los procesos ecológicos que se presentan en los ecosistemas acuáticos continentales, especialmente en los ambientes lóticos, tales como el flujo de la materia orgánica aguas abajo, la producción de nutrientes, producción secundaria y oxígeno disuelto, son regulados en parte, por las comunidades de macroinvertebrados acuáticos Vannote (1980).

La Sierra Nevada de Santa Marta es un sistema montañoso caracterizado entre muchos aspectos, por mantener cuencas hidrográficas que resultan importantes para el sostenimiento de las comunidades aledañas a sus ríos, lo cual se debe a su variabilidad orográfica que da origen a precipitaciones locales (Prosierra, 1998). Tales características forman para sus ríos y quebradas unas condiciones hidrológicas y climáticas que se ven reflejadas en la variedad, variabilidad y disponibilidad de los diferentes microhábitats; lo cual, lo convierte en un adecuado hábitat para las comunidades de los macroinvertebrados acuáticos bentónicos.

Conocer la dinámica de colonización es relevante para la conservación y recuperación de la biodiversidad en los ecosistemas acuáticos, ya que puede brindar pautas y bases, aplicables en proyectos encaminados al aseguramiento del recurso hídrico en los ríos de la Sierra Nevada de Santa Marta, conociendo la problemática que presenta el río Gaira, a causa de la influencia antrópica, se hace necesario un estudio que permita conocer el efecto algunas variables hidrológicas a las comunidades de macroinvertebrados bentónicos del río Gaira.

Este estudio tiene como propósito principal, conocer la dinámica de los macroinvertebrados bentónicos para colonizar un nuevo microhábitat artificial y uno natural y la relación con el caudal en la parte media del río Gaira.

5. OBJETIVOS

5.1. General

Conocer la dinámica de colonización en sustratos naturales y artificiales durante las épocas climáticas seca y lluviosa por los macroinvertebrados acuáticos en el tramo medio del río Gaira.

5.2. Específicos

Evaluar el efecto del tipo de sustrato sobre la dinámica de colonización de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos en la parte media del río Gaira.

Determinar la influencia del caudal sobre la dinámica de colonización por macroinvertebrados acuáticos en sustratos naturales y artificiales en la parte media del río Gaira.

Describir los patrones de colonización por macroinvertebrados acuáticos en sustratos naturales y artificiales durante un evento de sequia y uno de lluvias en la parte media del río Gaira.

6. HIPÓTESIS

Debido a que los sustratos artificiales presentan características similares en textura, rugosidad, tamaño y forma con los sustratos naturales; la composición y estructura de ambos no difiere significativamente.

Existe una relación inversa entre el caudal y la tasa de colonización por macroinvertebrados bentónicos.

De acuerdo a la hipótesis del disturbio intermedio, los picos máximos de abundancia y riqueza se presentan en los primeros días de colonización.

7. ÁREA DE ESTUDIO

Corresponde a la parte media del río Gaira, departamento del Magdalena (Colombia). Con una longitud de 32.53 km y se extiende entre los 11°52'56" N, 11°10'08" N, 74°46'22" W y 74°01'07" W (Frayter *et al.*, 2000). La estación de muestreo Hacienda La Victoria (Sector Honduras), está ubicada a 900 msnm entre los 11°07'44.2" N y 74°05'35.8" W (Figura 1).

Se caracteriza por presentar una temperatura ambiente promedio multianual de 15 °C, el bosque ripario en esta estación presenta predominio de especies en el estrato arbóreo superior (> 24 m), con entrelazamiento de las copas de los mismos, dando como resultado una cobertura cerrada del dosel (Rueda-Delgado *et al.* 2005). De acuerdo al tipo de formación vegetal de este sitio y teniendo en cuenta la altura se clasifica en la categoría de Bosque muy húmedo subtropical (bmh-ST), el cual para la Sierra Nevada de Santa Marta abarca el rango de 900 – 1700 msnm (Tamaris-Turizo y López-Salgado 2006). El cauce del río en esta zona se caracteriza por poseer corrientes rápidas, es un sistema pedregoso (Grimaldo 2001), lo que favorece el establecimiento de diversos microhábitats

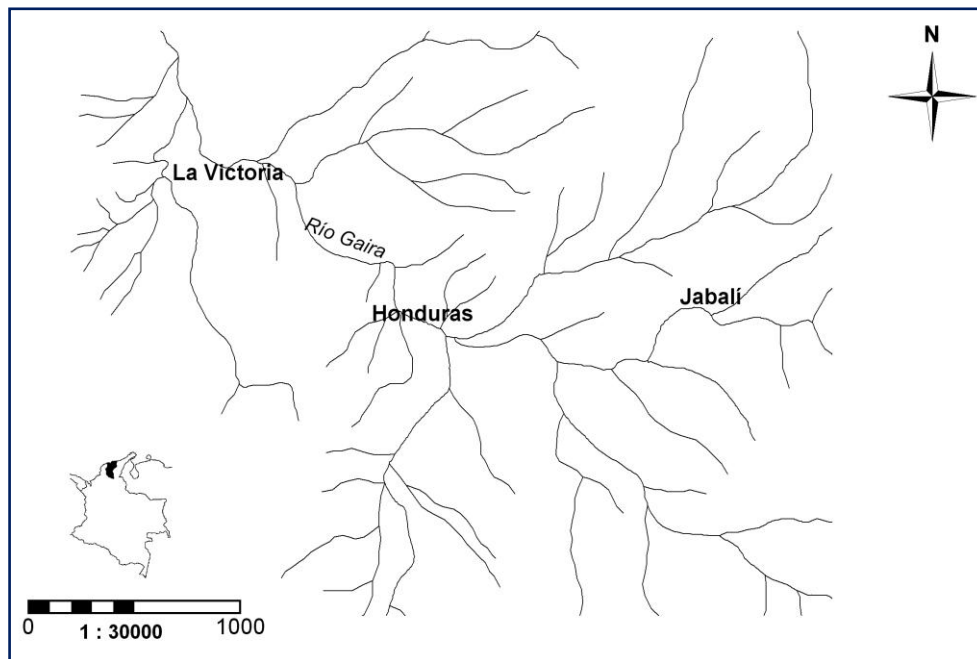


Figura 1. Ubicación del área de estudio parte media del río Gaira, Hacienda La Victoria - Sector Honduras, (Sierra-Labastidas y Reyes Picón 2005).

8. MATERIALES Y MÉTODOS

8.1. FASE DE CAMPO.

Se realizaron muestreos a los 1, 2, 8, 16, 24, 32 y 41 días de colonización, para cada tipo de sustrato en cada época climática, estos comprendieron los meses de octubre a noviembre de 2010 para la época lluviosa y enero a febrero de 2011 para la época seca.

En el sitio de muestreo se seleccionó un tramo recto de 100 metros aproximadamente, en el cual el flujo de agua fuera lo más uniforme posible y representativo de la heterogeneidad microgeomorfológica del hábitat acuático; con sistemas de rápidos, pozas y remansos (Frisell *et al* 1986).

8.1.1. Recolecta de Macroinvertebrados Colonizadores.

Se utilizaron dos tipos de sustratos, el sustrato natural fue de piedras tomadas del lecho del río (≈ 20 cm de diámetro) las cuales se lavaron con alcohol (96%) para evitar que queden macroinvertebrados y biopelículas. El sustrato artificial fue de placas rectangulares, construidas en cerámica (quemadas en horno 200°C para esterilizar y dar más resistencia), con un área aproximada de 10×15 cm (≈ 150 cm²).

Para asegurar los sustratos al fondo del río, se ancló una varilla de acero en forma de bastón, desde la cual se sujetó uno artificial y uno artificial mediante alambre de amarre, de esta manera se evita que sean arrastrados por la corriente y se mantienen en la misma posición.

Se instalaron en grupo cinco replicas por cada muestreo (días de colonización), sustrato y época climática. Los sustratos se retiraron con una red Surber, se lavaron con alcohol y pincel y finalmente se conservaron en frascos plásticos con alcohol al 96% para el traslado al laboratorio.

8.1.2. Medición de Variables Hidráulicas.

Se registraron datos de profundidad (m), velocidad de la corriente (m/s), amplitud de una sección transversal del cauce (m) y caudal (m^3/s). Estas variables se midieron cada día de muestreo. Para estimar el caudal se utilizó la ecuación $Q=A/V$, donde Q = caudal (m^3/s), A = Área de una sección transversal del río (m^2), V = velocidad del agua (m/s). La velocidad del agua se calculó con un correntómetro, mediante la siguiente ecuación: $V= a+bN$, donde a y b son constantes dadas por el correntómetro y N el número de revoluciones por minuto. Complementariamente fueron obtenidos del IDEAM los datos caudales medios diarios para los años 2010 y 2011, la estación limnigráfica de referencia se encuentra en el corregimiento de Minca (Estación 15017030) a 650 msnm.

8.2. FASE DE LABORATORIO.

En el laboratorio, las muestras se limpiaron, luego, con ayuda del estereoscopio y microscopio, se separaron en frascos de vidrio para la posterior identificación taxonómica; alguna de la bibliografía taxonómica usada fueron las claves de Roldán (1996) Merritt y Cummins (1996), Fernández y Domínguez (2001), Domínguez y Fernández (2009). Se identificaron los organismos hasta el nivel taxonómico de género (solo los insectos).

8.3. DETERMINACIÓN DEL ÁREA DE LOS SUSTRATOS NATURALES.

Para determinar el área de las piedras usadas como sustratos naturales se siguió la metodología propuesta por Bergey (2006). La cual consistió en secar las piedras después de retirar los macroinvertebrados, para cubrirla en toda la superficie con una lamina de papel aluminio, asegurándose de moldear bien la rugosidad del sustrato, luego se cortaron los bordes y papel aluminio sobrante, de tal manera que la lamina de aluminio obtenida represente fielmente la superficie del sustrato, por

ultimo se seco cuidadosamente el papel y se guardo en forma de pelota para el traslado al laboratorio.

En el laboratorio, se determino la masa de la pelota de papel aluminio, utilizando una balanza analítica; se realizo previamente un modelo de regresión lineal entre áreas conocidas de papel aluminio y la masa de las mismas, la ecuación general del modelo es ($Y = m(X) + b$), donde Y es la variable respuesta (en este caso el área de las piedras), X es la variable independiente (en este caso la masa de los recortes de papel aluminio con área conocida), m y b son parámetros de la ecuación que corresponden a la pendiente y el intercepto respectivamente.

Experimentalmente, se obtuvo la ecuación $y = 257,6(x) - 0,341$; en la cual el valor de x fue remplazado por masa de la pelota de papel aluminio y el resultado de la ecuación fue el área una roca.

El cálculo del área debe ser uno por cada roca y siempre que se utilicen papeles aluminio de diferentes marcas o gramaje debe hacerse la calibración con una nueva regresión lineal. Un esquema del procedimiento puede ser consultado en el anexo 1, en tanto el grafico del modelo en el anexo 2.

8.4. ANÁLISIS DE DATOS.

Para describir las tendencias de colonización, se construyeron graficas de ojiva teniendo como variables la densidad y riqueza de organismos y los días de colonización, se incluyo la curva del caudal con el fin de observar la relación con los patrones de colonización. Estas graficas se realizaron con intervalos de confianza del 95%, para así determinar de forma inferencial las diferencias entre los factores evaluados.

8.4.1. Prueba Estadística.

Se ejecuto la rutina Monte Carlo, según lo propuesto por Clarke (1993), como se describe a continuación: se construyo una matriz de abundancia de géneros, en la cual los datos se transformaron a ($\log x+1$) con el propósito de disminuir la influencia de los géneros más abundantes y hacer visibles a los géneros raros (Taylor 1970). Posteriormente se calculo la matriz de similitud.

Se realizo el análisis multidimensional no métrico (nMDS) tanto para los sustratos como para las épocas, esto con el fin de describir gráficamente las diferencias entre estos factores.

Para evaluar estadísticamente las diferencias entre sustratos y épocas, se corrió el Análisis de Similitud cruzado a dos vías con repeticiones (ANOSIM, una prueba no paramétrica que se basa en el re-muestreo multifactorial utilizando permutaciones con significancia $P < 0.05$). Esta prueba consiste en el cálculo de un valor estadístico (R) que varía entre -1 y 1, alcanzando su máximo valor cuando todas las similitudes dentro de los grupos son mayores que las similitudes entre los grupos (hay claras diferencias entre los sustratos y las épocas climáticas evaluadas); en caso contrario, R alcanza su valor mínimo e indica que no hay diferencias entre sustratos y épocas. Esta prueba fue realizada en el paquete estadístico Primer ® V. 5.0. (Clarke y Warwick 2001)

9. RESULTADOS

9.1. RÉGIMEN HIDROLÓGICO E HIDRÁULICO.

El flanco noroccidental de la Sierra Nevada de Santa Marta presente un régimen hidrológico monomodal, el cual comprende una época seca o de bajas precipitaciones que va de diciembre a marzo, seguida de una época de lluvias comprendida entre los meses de abril a noviembre, durante este periodo se presenta un leve ascenso en las precipitaciones hasta mayo, posterior a esto se presenta una estabilidad pluviométrica en los meses de junio y julio y finalmente las lluvias aumentan el mes de octubre, periodo en el cual se alcanzan las precipitaciones más altas del ciclo anual (Tamaris-Turizo y López 2006; Prosierra 1998) (Figura 2).

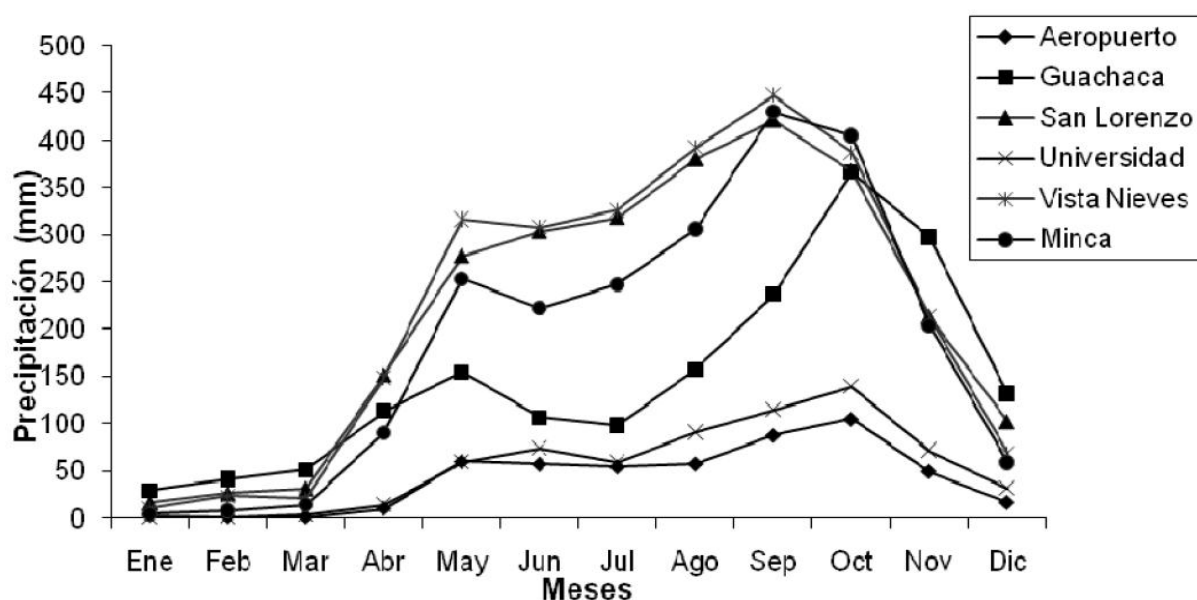


Figura 2. Precipitación multianual (1980-2004) registradas en las estaciones meteorológicas e hidrológicas del IDEAM en la cuenca del río Gaira y zonas adyacentes.

Fueron medidos directamente datos de caudal para los días de muestreo, sin embargo se describe el comportamiento hidráulico con los datos de caudales medios diarios obtenidos del IDEAM para el 2010 y 2011, por considerar que

describen mejor los patrones de distribución de macroinvertebrados en los microhábitats (Figura 3).

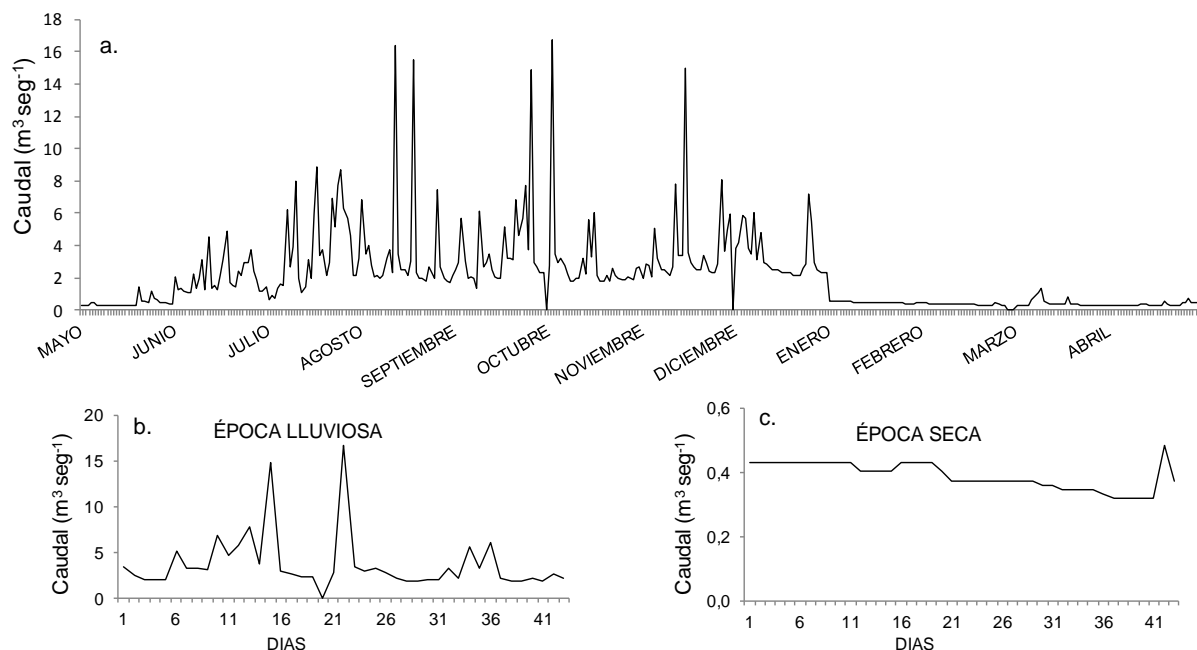


Figura 3. Caudales medios diarios del río Gaira en una estación limnigráfica (IDEAM. Ref. 1501703, 650 msnm) durante mayo de 2010 a abril de 2011 (a). Variación diaria del caudal durante el desarrollo del experimento en la época lluviosa (septiembre 12 a octubre 24 de 2010) (b). Variación diaria del caudal durante el desarrollo del experimento en la época seca (enero 15 a febrero 19 de 2011) (c).

En la época lluviosa se presentó un aumento progresivo en el caudal hasta el día 14, después del cual disminuyó significativamente y se mantuvo estable hasta el día 22, donde se presentó un caudal muy elevado, finalmente disminuye y se mantuvo estable hasta el final del periodo de los muestreos, con algunos aumentos leves entre los días 32 y 35.

En el periodo de muestreo correspondiente a la época seca, los valores diarios de caudal se mantuvieron estables con tendencia a disminuir muy pasivamente, hacia el día 40, que corresponde al final de los muestreos se presentó un aumento considerable del caudal, lo cual puede deberse a precipitaciones en la parte alta de la cuenca, ya que en la zona de estudio no se registraron lluvias para el periodo de muestreos en la época seca.

En términos generales, se puede decir que en el periodo de muestreos para la época de lluvias se presentaron constantes fluctuaciones en los caudales diarios, con dos crecidas extraordinarias, las cuales se evidencian por los picos registrados en la grafica 3 b. Mientras que en la época lluviosa la tendencia es a mantenerse estable, sin fluctuaciones considerables del caudal.

Los caudales registrados por el IDEAM para la parte media del río Gaira en la época lluviosa, no corresponden con los registrados históricamente para la zona, estas diferencias son probablemente debido al efecto del Periodo climático La Niña, sin embargo los datos obtenidos de forma directa con correntómetro permitieron determinar la tendencia general, estos datos fueron medidos cada día de muestreo, por lo que corresponden a datos muy puntuales y no fueron tenidos en cuenta para los análisis. En la época lluviosa se presenta la tendencia a aumentar progresivamente hacia el final del experimento, mientras en la época seca la tendencia es a mantenerse estable con tendencia a disminuir.

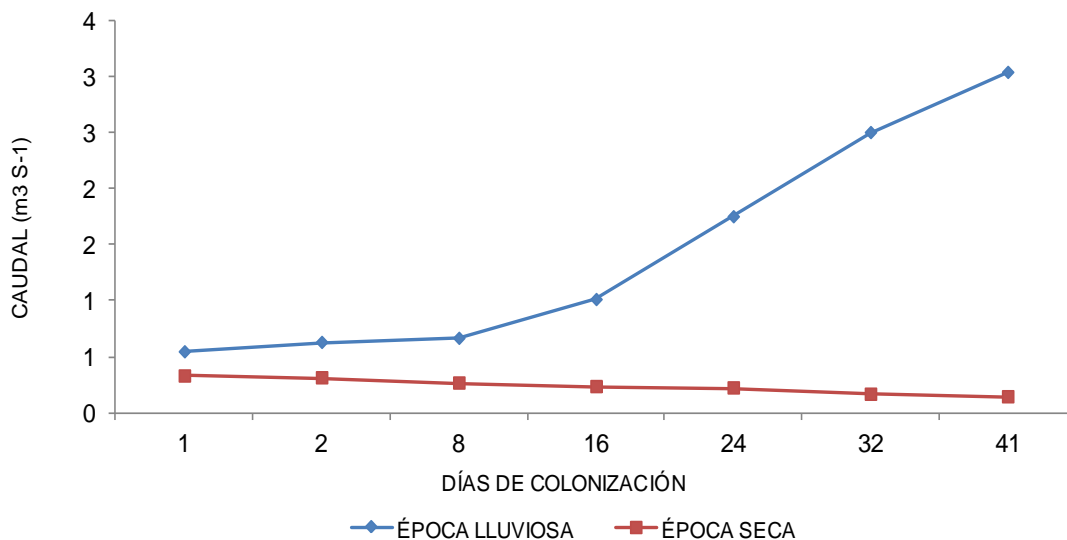


Figura 4. Caudales promedios durante los muestreos, medidos con correntómetro, para la época seca y lluviosa.

9.2. ABUNDANCIA GENERAL DE MACROINVERTEBRADOS COLONIZADORES.

Se recolectó un total de 3919 organismos, para los sustratos artificiales se recolectaron 1357 organismos, de los cuales 296 fueron en época lluviosa y 1061 en la época seca; en tanto, en el sustrato natural se recolectaron 2562 organismos, de los que 773 fueron en época lluviosa y 1789 para la época seca. Por tanto, la mayor abundancia relativa para los sustratos se registro en la época seca (73%), con un 46% en sustratos naturales y el 27% en sustratos artificiales. En la época lluviosa se presentaron las abundancias menores, con el 20% en sustratos naturales y el 7% en los artificiales (Figura 5).

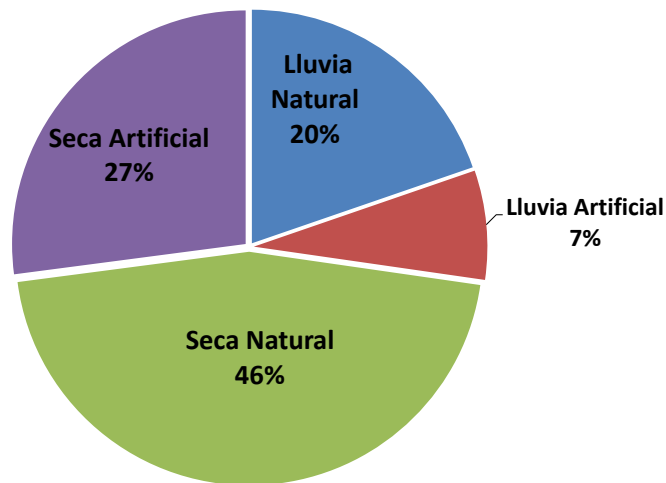


Figura 5. Abundancia general de los macroinvertebrados acuáticos, los datos son expresados en porcentaje y separados por época climática y tipo de sustrato.

La riqueza de los órdenes de macroinvertebrados estuvo compuesta por 13 grupos, de los cuales Diptera fue el más abundante (223 individuos), seguidos por Ephemeroptera y Trichoptera (196 y 133) respectivamente. Los 10 grupos restantes constituyeron en menor importancia la riqueza total (Tabla 1).

Se encontraron 43 géneros de macroinvertebrados, distribuidos en 36 familias; de los cuales 41 géneros estuvieron representados en los sustratos naturales y 35 en los sustratos artificiales (Anexo 3).

Tabla 1. Abundancia de los órdenes de macroinvertebrados colonizadores recolectados en sustratos naturales y artificiales en dos periodos climáticos (época seca y lluviosa), (*) Principales grupos.

ORDEN	Artificial		Natural		TOTAL
	Lluvia	Seca	Lluvia	Seca	
Diptera	95	810	302	1338	2545*
Ephemeroptera	54	145	105	235	539*
Trichoptera	36	85	116	172	409*
Coleoptera	40	6	150	20	216*
Plecoptera	33	2	52	6	93
Annelida	8		15	2	25
Odonata	12	1	10	1	24
Lepidoptera	7	5	8	2	22
Acari	2	6	3	8	19
Basommatophora	6	1	4	1	12
Megaloptera	1		4	4	9
Hirudine	2		3		5
Decapoda			1		1
TOTAL	296	1061	773	1789	3919

9.2.1. Macroinvertebrados Colonizadores en el Sustrato Natural.

De un total de 440 individuos de macroinvertebrados registrados, 231 se encontraron en la época lluviosa y 209 en la época seca. La clase de macroinvertebrados mas dominante fueron los Insectos (Anexo 3), Donde los grupos más abundantes fueron Orthocladinae con una contribución del 11% (47 Individuos), Simulium 10% (45) y Leptohyphes 9% (38), seguido por Baetodes, Smicridea, Heterelmis, Leptonema, Anacroneuria y Tricorythodes (Figura 3).

9.2.2. Macroinvertebrados Colonizadores en el Sustrato Artificial.

Se encontraron 317 macroinvertebrados, de los cuales 151 se registraron en la época lluviosa y 166 en la época seca. El los grupos más representativos fueron Simulium 15% (45 individuos), Orthocladinae 10% (30), Leptohyphes 10% (32), seguidos por Smicridea, Leptonema y Heterelmis (Figura 2).

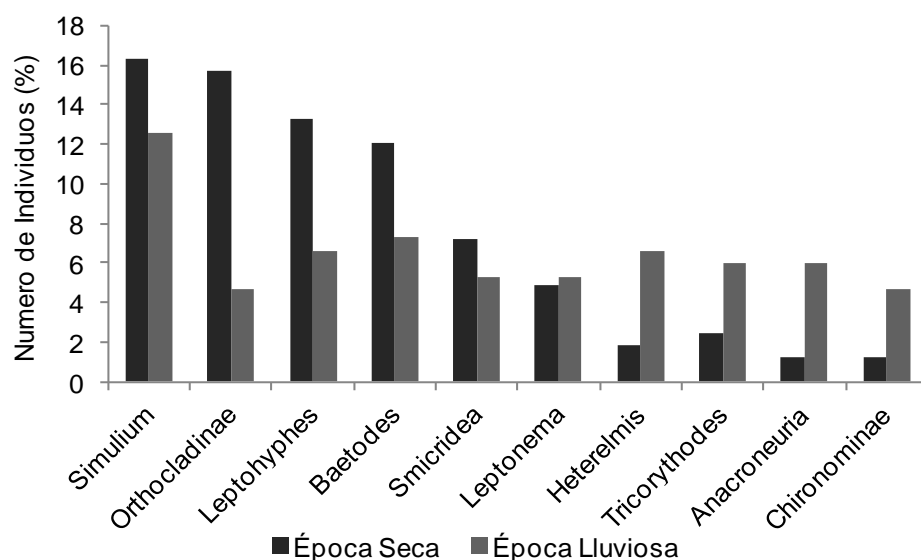


Figura 6. Abundancia porcentual de Macroinvertebrados acuáticos en sustratos naturales (N= 440), los datos corresponden a las épocas climáticas seca y lluviosa.

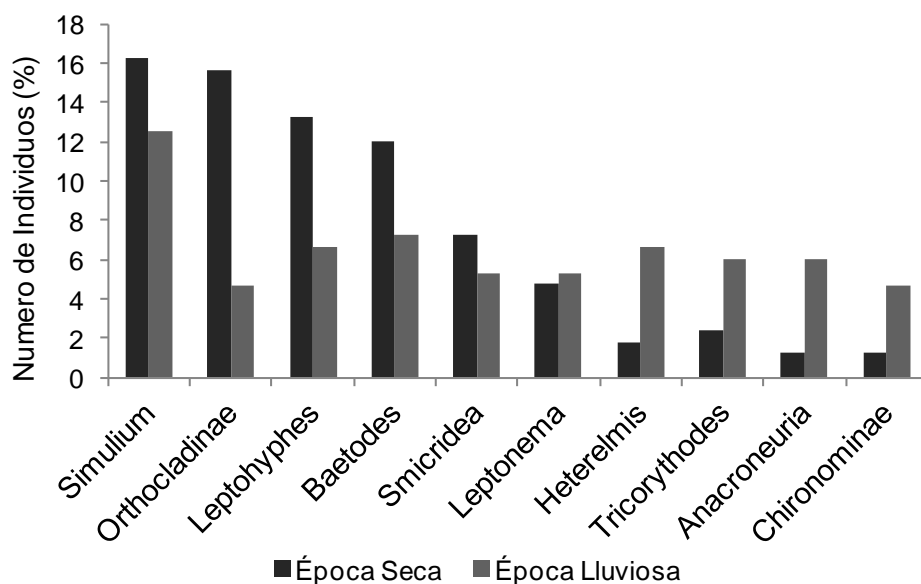


Figura 7. Abundancia porcentual de Macroinvertebrados acuáticos en sustratos artificiales (N= 317), los datos corresponden a las épocas climáticas seca y lluviosa.

9.3. CARACTERIZACIÓN DE LOS SUSTRATOS Y ESTACIONES A PARTIR DE LA COMUNIDAD DE MACROINVERTEBRADOS COLONIZADORES

La ordenación de los sustratos y épocas climáticas de estudio según la abundancia de los macroinvertebrados colonizadores mostro la formación de dos grupos de datos, por una parte se agrupan las muestras de la época lluviosa y por otra las de la época seca. En tanto para la época lluviosa no se observo un patrón de similitud entre sustratos, mientras que en la época seca se presento un patrón de similitud más agrupado (Figura 8).

El análisis multidimensional no métrico (nMDS) realizado entre épocas y sustratos mostro que la ordenación entre épocas climáticas es mas similar entre sí, que entre los sustratos, es decir que la estructura de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos colonizadores en sustratos naturales y artificiales es más dependiente de la época climática que del tipo de sustrato. No obstante, el modelo generado por esta prueba puede no ajustarse a la descripción de los datos (Stress: 0.22).

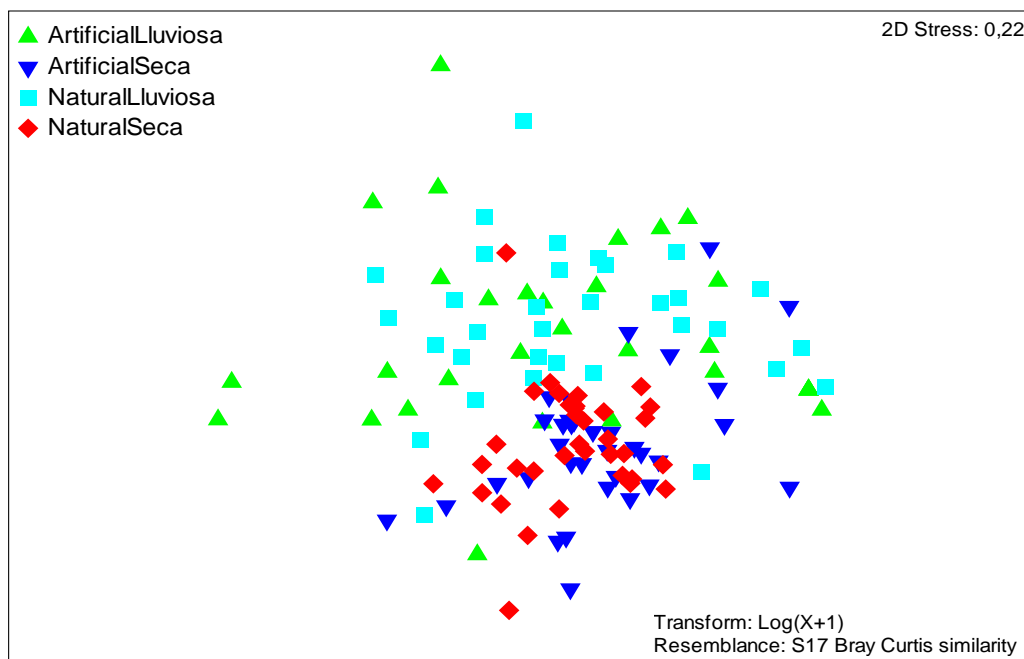


Figura 8. Ordenación por nMDS de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos según la época climática y el tipo de sustrato.

La prueba ANOSIM no detectó diferencias estadísticamente significativas entre los sustratos ($R = 0.015$; $P > 0.05$), mientras que para las similitudes entre épocas si se detectaron diferencias estadísticamente significativas ($R = 0.22$; $P < 0.005$) (Figura 9b). Esta prueba permitió determinar que el patrón de agrupamiento dado por el nMDS es estadísticamente significativo para las épocas.

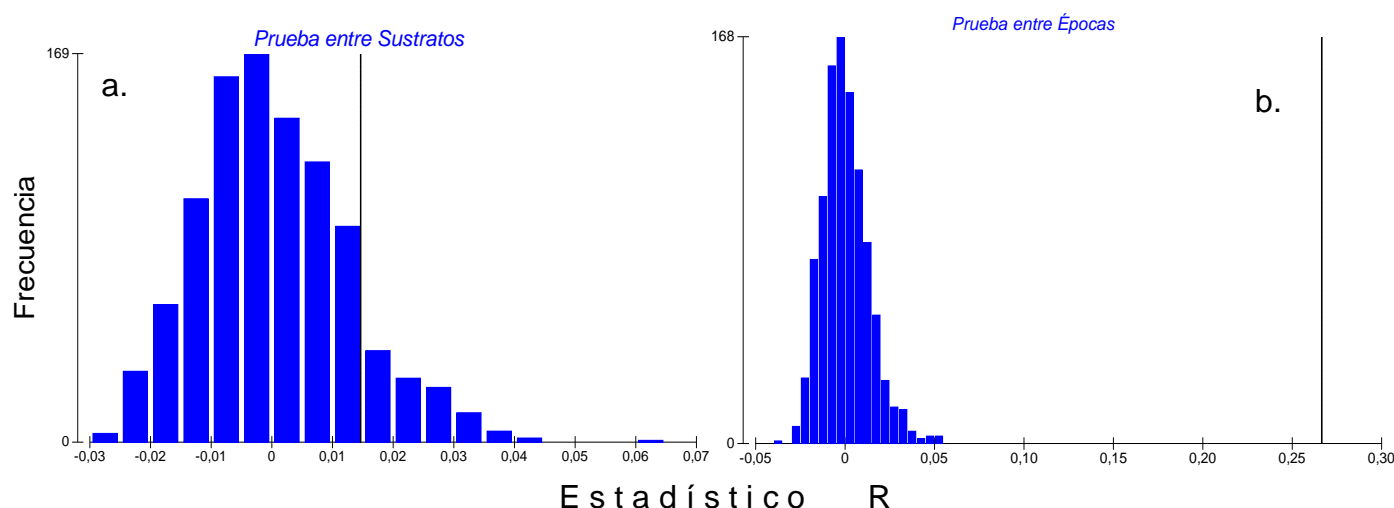


Figura 9. Modelos nulos generados por el análisis de similitud (ANOSIM) entre sustratos (a) ($R = 0.015$; $P > 0.05$) y entre las épocas (b) ($R = 0.22$; $P < 0.005$).

En tanto, los géneros que influyen en este patrón fueron identificados mediante la prueba SIMPER, se tuvo en cuenta a los géneros tipificantes para las épocas climáticas, por ser este el factor en que se detectaron diferencias significativas (Figura 9b). Se incluyeron los géneros que aportaron hasta con el 90% de la similitud entre las épocas, para la época de lluvias 13 géneros contribuyeron con el 90% de la similitud; *Simulium* (Diptera: Simuliidae) fue el mayor contribuyente con un 32%, seguido por *Heterelmis* (Coleoptera: Elmidae) con el 11% y en tercer lugar *Baetodes* con el 8%, los restantes ocho géneros contribuyeron en menor proporción (Tabla 2).

En la época de caudales bajos el 90% de la similitud estuvo representada por cinco géneros, de los cuales *Orthocladinae* fue el más importante con el 40% de la contribución, seguido por *Simulium* con el 21%, *Leptohyphes* con el 15%, *Baetodes* con el 12% y *Smicridea* con el 5% (Tabla 2).

Tabla 2. Contribución porcentual (%) de los géneros de macroinvertebrados que aportan con el 90% de la similitud entre las épocas climáticas. (*) Géneros presentes en las dos épocas.

GÉNERO	Contribución Lluvia (%)	Contribución Seca (%)
Simulium*	32	21
Heterelmis	11	0
Baetodes*	8	12
Anacroneuria	6	0
Leptohyphes*	6	15
Orthocladinae*	5	40
Leptonema	5	0
Smicridea*	5	5
Tricorythodes	5	0
Tubifex	3	0
Chironominae	3	0
Phanocerus	2	0
Dythemis	2	0
Contribución Total (%)	91	92

Los cinco géneros tipificantes en la época seca, están presentes también en la lluviosa, así pues estos taxones son los responsables de la poca similitud entre las dos épocas climáticas, ya que para la época lluviosa se encontraron 13 taxones tipificantes, en comparación a cinco en la seca (Figura 10).

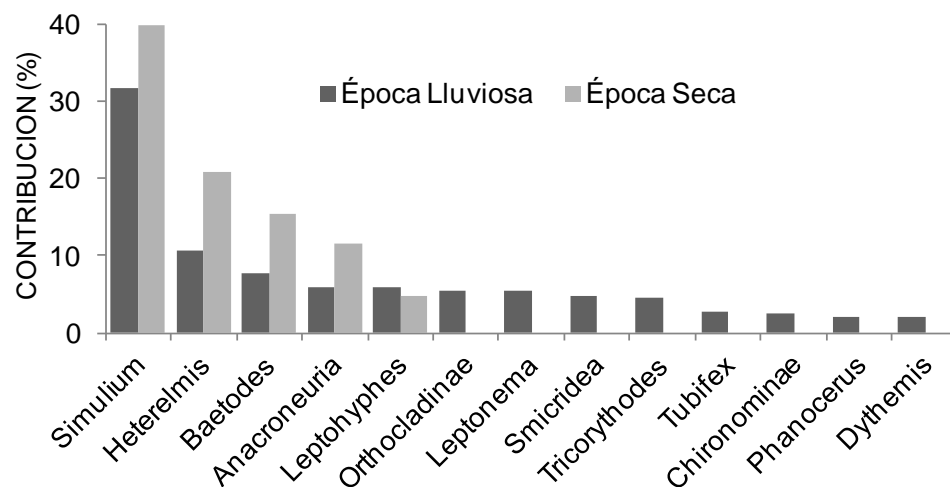


Figura 10. Taxones tipificantes responsables de la baja similitud entre las épocas climáticas de estudio.

El análisis de los taxones causantes de las diferencias entre épocas climáticas realizado mediante la prueba SIMPER, permitió determinar que las disimilitudes fueron marcadas por 25 taxones, de los cuales Orthocladinae fue el principal (11%), seguido por Simulium, Leptohyphes y Baetodes con el 6% cada uno; seguidos por Anacroneuria, Tricorythodes y Tanypodinae en menor proporción (Tabla 3).

Tabla 3. Abundancia y disimilitud promedio de los principales géneros de macroinvertebrados tipificantes de la diferencia entre épocas climáticas.

GENERO	Abundancia Promedio (Lluvias)	Abundancia Promedio (Seca)	Disimilitud Promedio (%)
Orthocladinae	1,3	4,95	11
Simulium	2,4	3,39	6
Leptohyphes	1,33	2,68	6
Baetodes	1,35	2,51	6
Smicridea	1,18	1,66	4
Leptonema	1,24	1,3	4
Heterelmis	1,76	0,39	4
Anacroneuria	1,36	0,34	3
Tricorythodes	1,1	0,49	3
Tanypodinae	0,75	0,48	3
Prebaetodes	0,34	0,77	3
Chironominae	0,79	0,18	2
Phanocerus	0,83	0,29	2
Tubifex	0,77	0,08	2
Pyralidae	0,55	0,33	2
Microcylloepus	0,68	0,25	2
Acari	0,24	0,55	2
Phylloicus	0,5	0,35	2
Dythemis	0,71	0,05	1
Planorbidae	0,33	0,09	1
Atopsyche	0,24	0,13	1
Corydalus	0,19	0,16	1
Maruina	0,16	0,1	1
Hirudine	0,19	0	0
Lutrochus	0,17	0,04	0
DISIMILITUD TOTAL (%)			71

9.4. PATRONES DE COLONIZACIÓN.

Tanto los sustratos naturales como artificiales fueron colonizados por macroinvertebrados los 42 días del estudio, en la época seca el numero de individuos como el numero de géneros presentaron menor variabilidad en el tiempo, se identifico tanto en sustratos naturales y artificiales que el pico en abundancia y riqueza se dio entre los 8 y 16 días de colonización. Mientras que en la época lluviosa, la variabilidad en la abundancia y riqueza fue mayor, no se presentaron periodos de estabilidad en la comunidad de macroinvertebrados; en esta época los patrones de colonización difirieron entre sustratos para la densidad y riqueza.

9.4.1. Relación del Caudal con la Dinámica de Colonización.

9.4.1.1. Época Lluviosa.

Se presentaron dos puntos máximos en el caudal, el primero en el día 8 y el segundo el día 16. Este comportamiento hidráulico presento una relación significativa con el numero de macroinvertebrados colonizadores tanto en sustratos naturales como artificiales, ya que entre el 1º y 8º día la abundancia aumento progresivamente, disminuyendo con el aumento violento del caudal hasta el día 16, después de la segunda crecida se presento entre los 17 y 42 días un periodo de relativa estabilidad hidráulica, en el cual la abundancia de individuos aumenta nuevamente alcanzando el punto máximo en el día 32 en el cual se presentaron dos crecidas pequeñas de aproximadamente $5 \text{ m}^3 \text{ S}^{-1}$ (Figura 11).

La prueba estadística realizada (W de Mann-Whitney) no detecto diferencias estadísticamente significativas entre sustratos ($P > 0.05$), con una baja asociación entre los días de colonización para ambos sustratos ($r_s = 0.45$), donde el modelo lineal explico el 21% de la variación de los datos ($R^2 = 0.21$) (Figura 12).

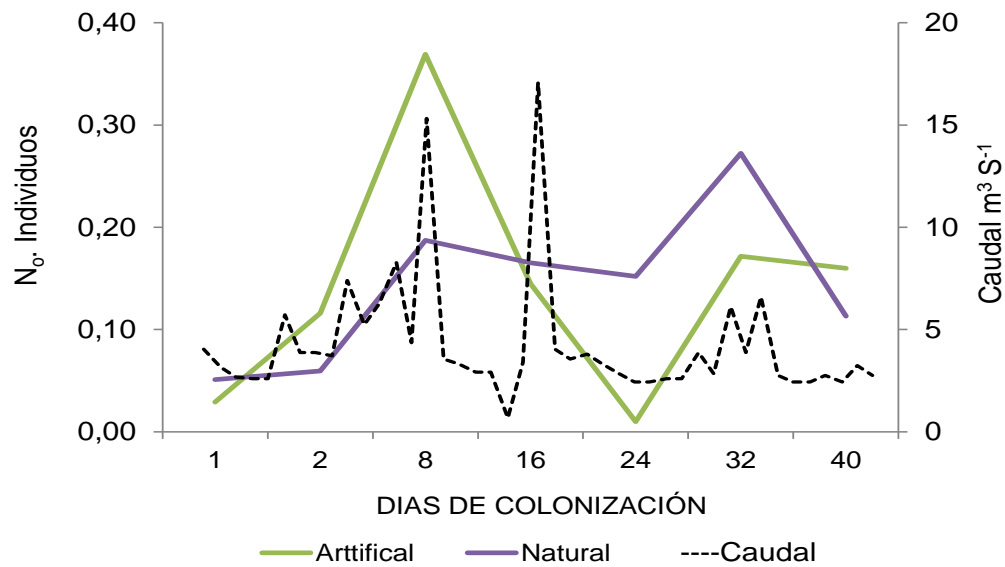


Figura 11. Patrones de colonización y relación con el caudal para la abundancia relativa de macroinvertebrados acuáticos ($N_{\text{Artificial}} = 296$; $N_{\text{Natural}} = 773$) en sustratos naturales y artificiales en la época lluviosa. $r_s = 0.45$; $R^2 = 0.21$

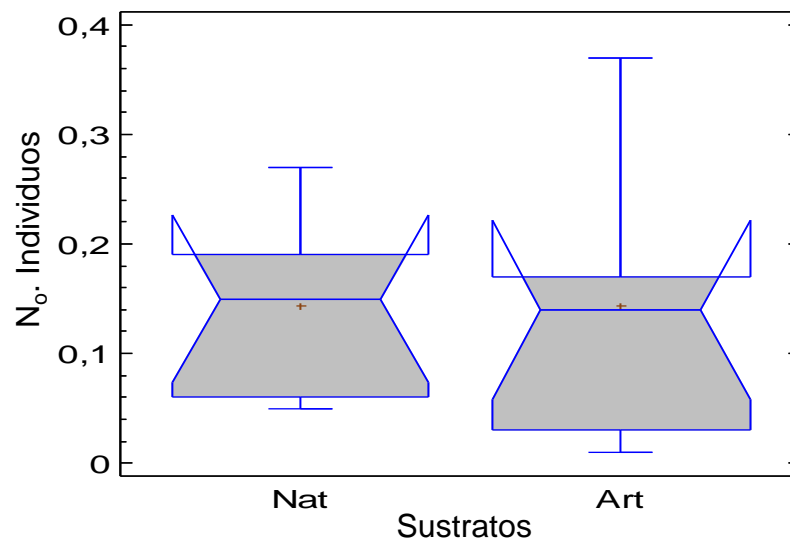


Figura 12. Diagrama de comparación de medianas de la abundancia relativa de macroinvertebrados acuáticos en sustratos naturales (Nat) y artificiales (Art) en la época lluviosa. $N = 35$; $W = 21.5$; $P > 0.05$.

El número de taxones no mostró una relación clara con la variación del caudal, en el sustrato natural la tendencia en la curva de la riqueza es diferente y no influenciada por la variación del caudal, ya que se presentó un periodo de estabilidad entre los días 8 y 32, después del cual disminuyó. En tanto en el sustrato artificial la variabilidad estuvo más ajustada al comportamiento del caudal, presentándose los puntos máximos de la riqueza después de las crecidas (Figura 13).

La riqueza de géneros presentó una alta asociación entre los días de colonización por tipo de sustrato ($r_s = 0.73$), con el 53% de la variabilidad explicada por el modelo lineal, sin embargo no existió relación estadísticamente significativa de la riqueza entre los sustratos ($P > 0.05$) (Figura 14).

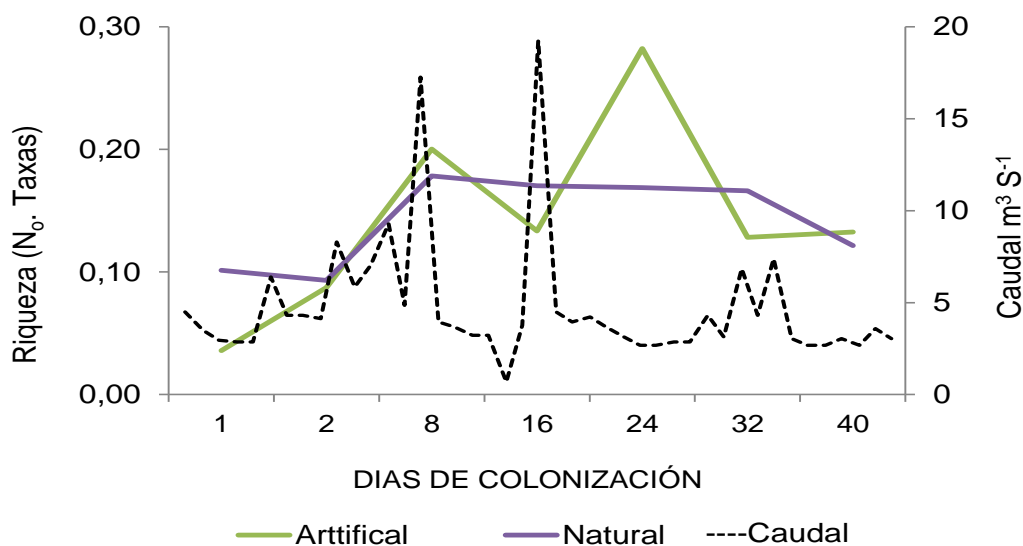


Figura 13. . Patrones de colonización y relación con el caudal para la riqueza relativa de macroinvertebrados acuáticos ($N_{\text{Artificial}} = 39$; $N_{\text{Natural}} = 49$) en sustratos naturales y artificiales en la época lluviosa. $r_s = 0.73$; $R^2 = 0.53$.

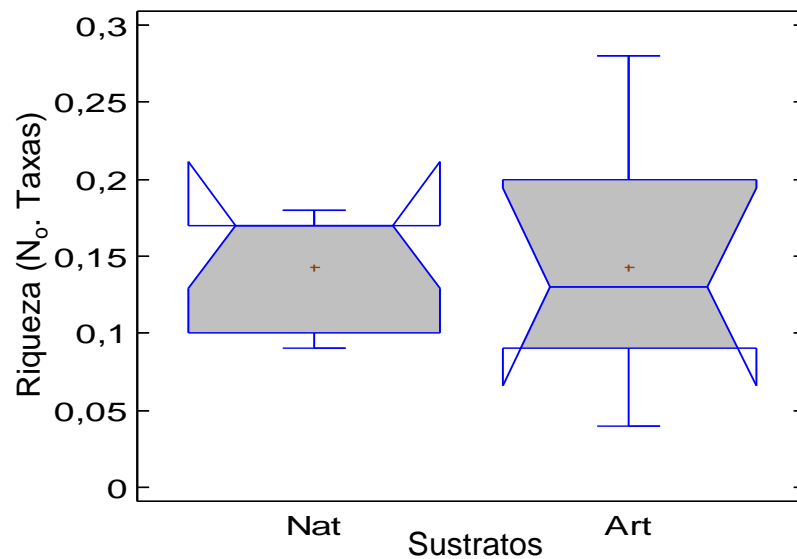


Figura 14. Diagrama de comparación de medianas de la riqueza relativa de macroinvertebrados acuáticos en sustratos naturales (Nat) y artificiales (Art) en la época lluviosa. N= 35; W= 23.5; P>0.05.

9.4.1.2. Época Seca.

Durante este periodo climático el caudal se mantuvo estable con tendencia a disminuir progresivamente en el tiempo, sin embargo, en la semana del ultimo muestreo se presento un aumento abrupto. La abundancia de macroinvertebrados no presento asociación significativa con el flujo, ya que tanto la curva de abundancia como la del caudal presentaron tendencias diferentes. En ambos sustratos inicia el periodo de colonización con una abundancia baja y tiende a aumentar rápidamente para alcanzar en el sustrato natural el numero máximo de individuos colonizadores en el día 8º y en el natural en el día 16 (Figura 15).

Se detecto una alta asociación entre sustratos ($r_s = 0.78$); en la cual el modelo lineal explico el 60% de la variabilidad de los datos ($R^2 = 0.60$), con diferencias estadísticamente significativas entre los sustratos ($P < 0.05$) (Figura 16).

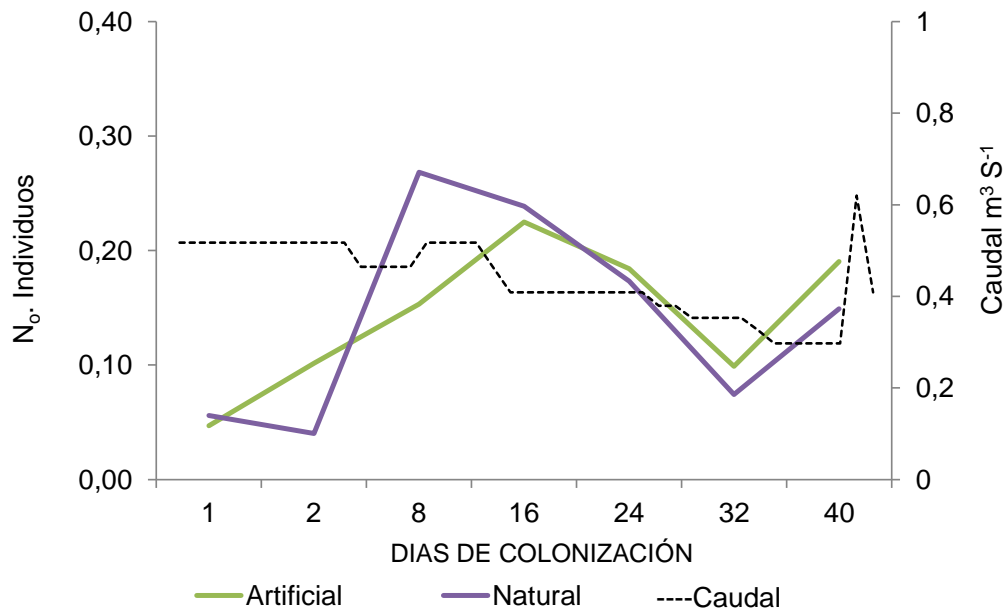


Figura 15. Patrones de colonización y relación con el caudal para la abundancia relativa de macroinvertebrados acuáticos ($N_{\text{Artificial}} = 1789$; $N_{\text{Natural}} = 1061$) en sustratos naturales y artificiales en la época seca. $r_s = 0.78$; $R^2 = 0.60$.

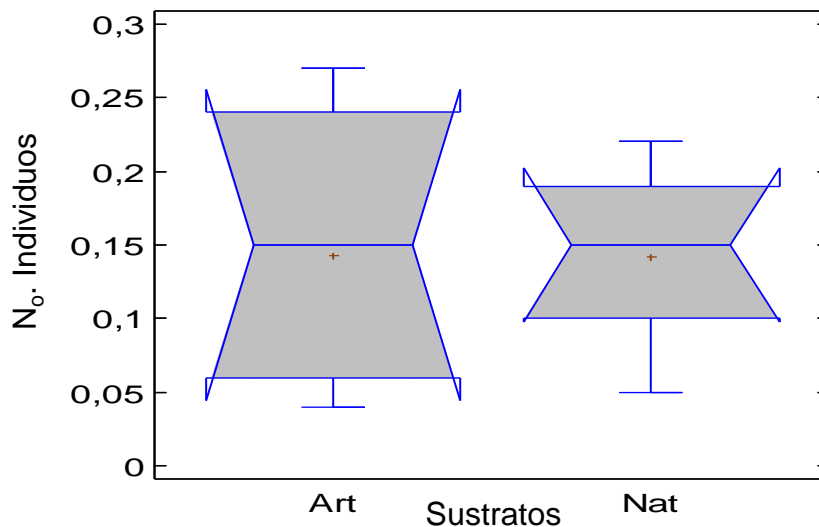


Figura 16. Diagrama de comparación de medianas de la abundancia relativa de macroinvertebrados acuáticos en sustratos naturales (Nat) y artificiales (Art) en la época seca. $N = 35$; $W = 25.5$; $P < 0.05$.

En cuanto al número de taxones, no se observó relación con el caudal, puesto que en ambos sustratos se tiende a aumentar desde el primer día de colonización el caudal tiende a disminuir. Después del día 8 se observó una relación entre el sustrato artificial y el caudal, la cual se caracteriza por mantenerse relativamente

estable entre los días 16 y 32, hacia el final del periodo de estudio se presentó un aumento de la riqueza en ambos sustratos, este comportamiento fue similar al caudal después del día 32 (Figura 17). Sin embargo la asociación estadística entre sustratos fue débil ($r_s = 0.54$) y el modelo lineal explicó el 30% de la variabilidad de los datos ($R^2 = 0.30$); no se detectaron diferencias estadísticamente significativas ($P > 0.05$) (Figura 18).

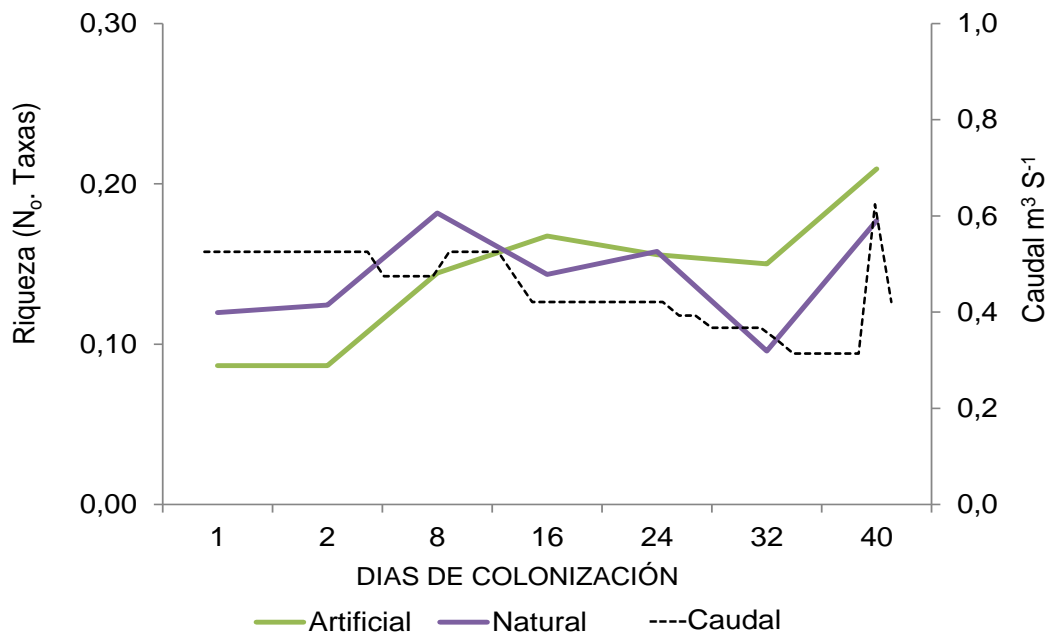


Figura 17. Patrones de colonización y relación con el caudal para la riqueza relativa de macroinvertebrados acuáticos ($N_{\text{Artificial}} = 35$; $N_{\text{Natural}} = 42$) en sustratos naturales y artificiales en la época seca. $r_s = 0.54$; $R^2 = 0.30$.

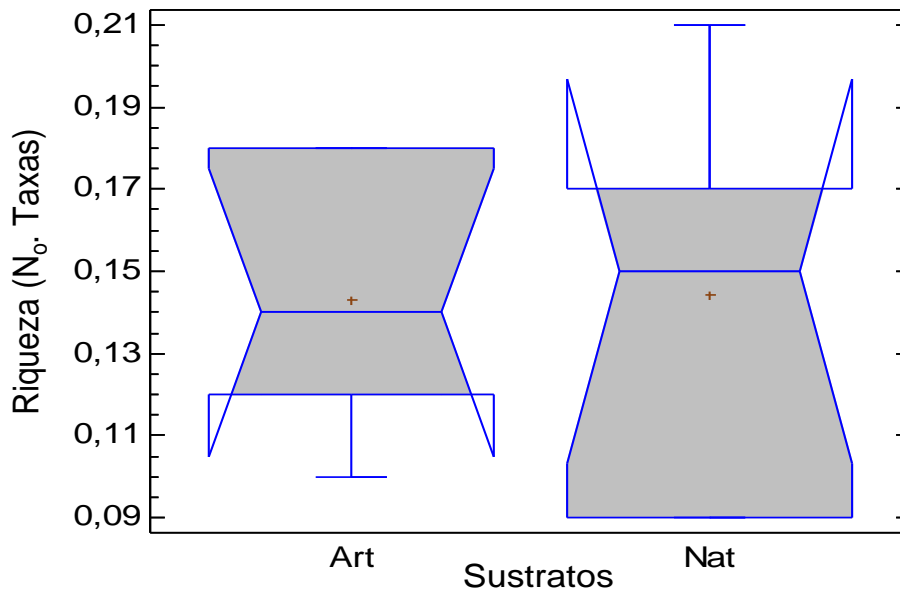


Figura 18. Diagrama de comparación de medianas de la riqueza relativa de macroinvertebrados acuáticos en sustratos naturales (Nat) y artificiales (Art) en la época seca. N= 35; W= 24.0; P>0.05.

9.4.2. Modelos de Colonización de los Taxones más Representativos.

Se analizó la densidad relativa de los cinco taxones más representativos de macroinvertebrados acuáticos en el sustrato natural y el artificial, durante el proceso sucesional de colonización en la época climática seca y lluviosa. En términos generales, hubo más similitud entre sustratos que entre épocas climáticas; al ser analizados individualmente, los géneros mostraron variaciones en la dinámica de colonización, la mayoría de los géneros variaron en la tasa de colonización por debajo del 40%, sin embargo Orthocladinae y Leptohyphes variaron alrededor del 50%, mientras que Simulium a pesar de ser el más abundante varió entre el 30%.

Para el género Simulium (Diptera: Simuliidae), se observó similitud en la tendencia en la época lluviosa entre sustratos, en ambos inicia el proceso de sucesional con densidades altas, después disminuye y esta tendencia se mantiene durante todo el experimento, la asociación entre los sustratos fue del 37% ($r_s = 0.37$) y el modelo explicó el 15% de la variabilidad, no se encontraron diferencias significativas entre sustratos ($P > 0.05$) (Tabla 4). La densidad máxima se alcanzó alrededor del día 32

(Figura 19 a). De forma similar, se observó la tendencia en la época seca, en esta se alcanzó la densidad máxima después del día 32, la asociación entre los sustratos fue baja (39%) entre los cuales no se encontraron diferencias significativas ($P>0.05$) (Figura 19 b) (Tabla 4).

En tanto, para la comparación de los patrones de colonización entre épocas, se observó un comportamiento opuesto en la tendencia. Mientras que en el sustrato natural, en la época lluviosa se inició el proceso con densidades altas, después disminuyó con pequeñas fluctuaciones hasta el día 24 y aumento hacia el final del proceso; en la época lluviosa el proceso inició con densidades bajas, aumento manteniéndose estable hasta el día 24 y disminuyó hacia el final (Figura 19 c); es por ello que la relación entre los factores fue baja ($r_s=0.42$) y el modelo explicó el 17% de la variabilidad y no se encontraron diferencias significativas ($P>0.05$) (Tabla 4). En el sustrato artificial se presentaron diferencias significativas ($P<0.05$), en este, la tendencia de colonización inicia con densidades altas en ambas épocas pero rápidamente las curvas muestran un comportamiento opuesto con una alta asociación entre las épocas (83%) (Figura 19 c) (Tabla 4).

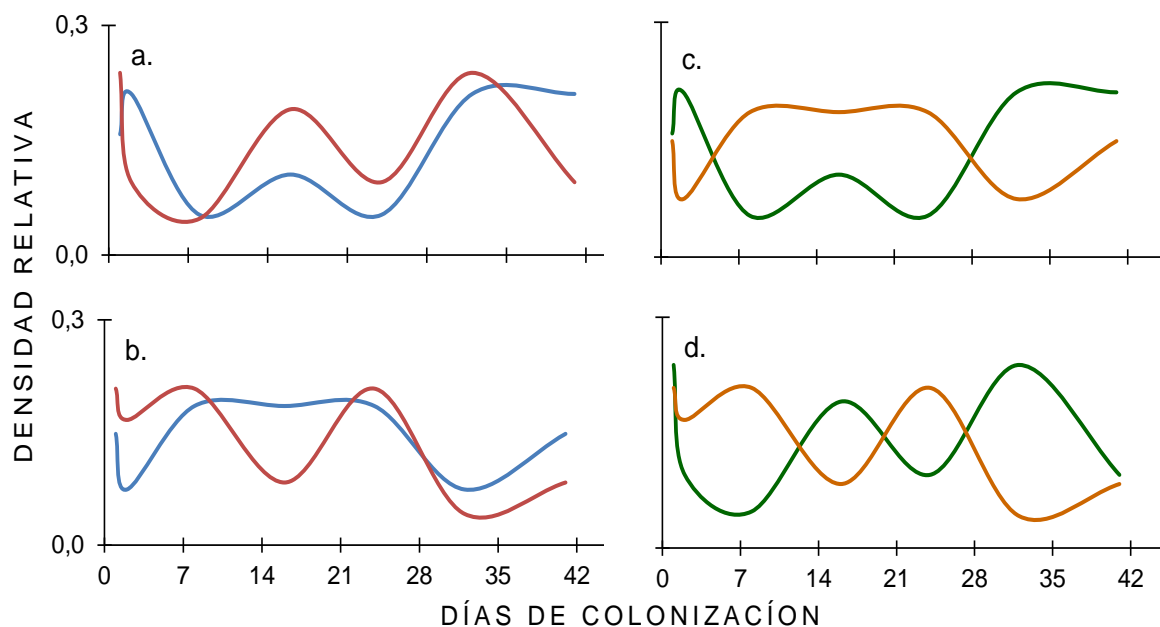


Figura 19. Modelos comparativos de colonización para el género *Simulium* en la época lluviosa (a), en la época seca (b), en el sustrato natural (c) y artificial (d). (—) Artificial; (—) Natural; (—) Lluvia; (—) Seca.

La subfamilia Orthocladinae (Diptera: Chironomidae), fue el segundo taxón mas abundante. En la época lluviosa se observó similitudes en las tendencias de colonización entre los sustratos (Figura 20 a), sin embargo, en el sustrato natural el proceso inicio con densidades bajas y en el artificial con valores altos, en ambos sustratos el número mayor de colonizadores se alcanzó entre el día 7 y 14, no se encontraron diferencias significativas entre sustratos ($P>0.05$) y la asociación fue de 38% donde el 15% de la variabilidad fue explicada por el modelo lineal (Tabla 4). En tanto para la época seca (Figura 19 b) el comportamiento entre sustratos fue opuesto, sin embargo se observó mayor variabilidad en el sustrato artificial, no se encontraron diferencias significativas ($P>0.05$), la asociación fue del 51% y el modelo explicó el 26% de la variabilidad.

Para el sustrato natural, la variabilidad fue marcada en la época de lluvias, en esta la curva tuvo un comportamiento mas dinámico que en la época seca, la densidad máxima se alcanzó entre el día 7 y 14 del proceso (Figura 20 c). La asociación entre los factores fue baja (1%), se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre las épocas ($P<0.05$) (Tabla 4). Un comportamiento similar se observó en el sustrato artificial, aunque la densidad fue menor que en el sustrato natural (Figura 20 d), la asociación fue baja (3%) y se encontraron diferencias significativas ($P<0.05$) (Tabla 4).

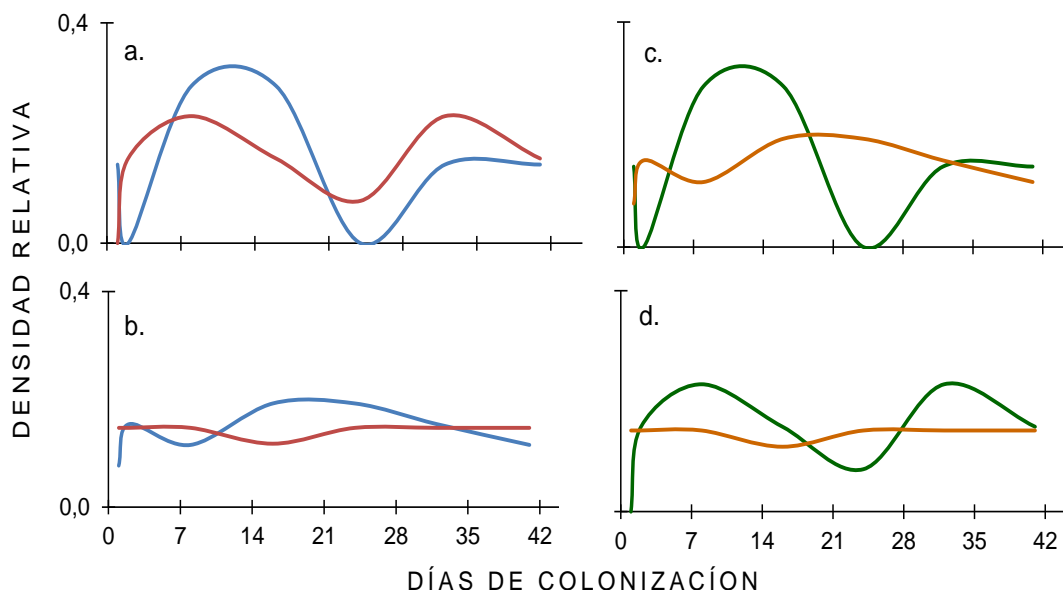


Figura 20. Modelos comparativos de colonización para la Subfamilia Orthocladinae en la época lluviosa (a), en la época seca (b), en el sustrato natural (c) y artificial (d). (—) Artificial; (—) Natural; (—) Lluvia; (—) Seca.

Para el genero *Leptohyphes* (Ephemeroptera: Leptohyphidae), se observo una alta similitud entre ambos sustratos en la época lluviosa (Figura 21 a), la asociación fue alta (87%), donde el 75% de la variabilidad fue explicada por el modelo lineal y no hubo diferencias estadísticamente significativas (Tabla 4). Mientras, en la época seca no hubo similitud significativa (12%) y el comportamiento de la densidad fue poco variable durante el proceso (Figura 21 b).

En tanto, para la comparación entre las épocas, el comportamiento fue diferente, en el sustrato natural la dinámica de la época lluviosa presento mayor variabilidad que la seca, se encontraron diferencias significativas ($P < 0.05$), iniciando con pocos individuos y alcanzado rápidamente el valor máximo al día 7, mientras que en la época seca el comportamiento fue mas estable (Figura 21 c), la asociación fue baja (24%) (Tabla 4). En el sustrato artificial el comportamiento fue similar, aunque la época seca presento variabilidad marcada (Figura 21 d), la asociación fue muy baja entre épocas (1%) y se encontraron diferencias estadísticamente significativas ($P < 0.05$) (Tabla 4).

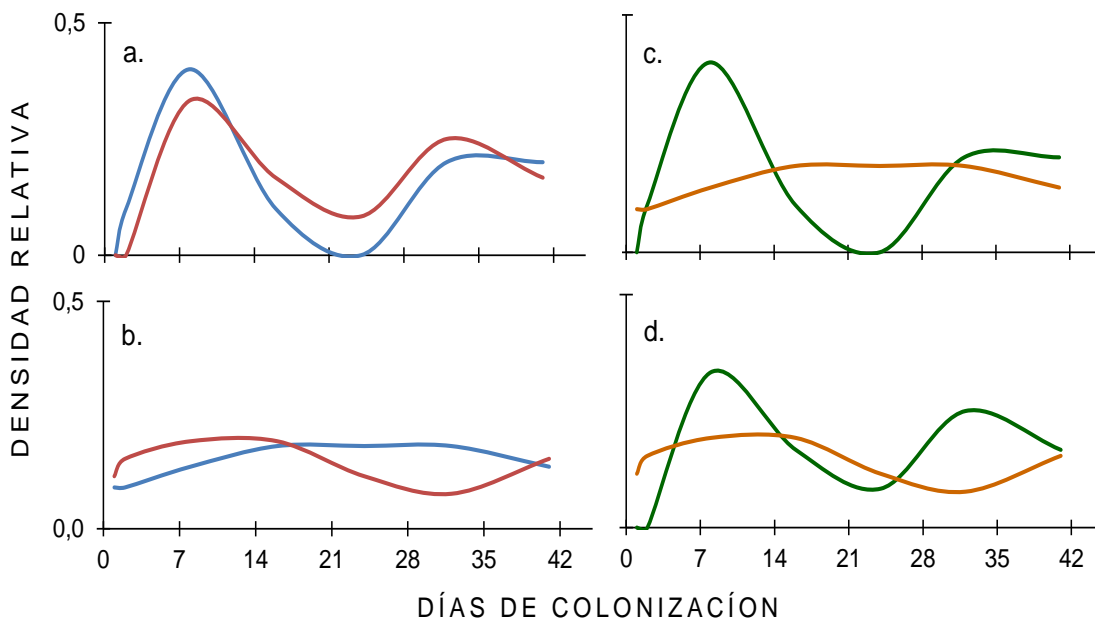


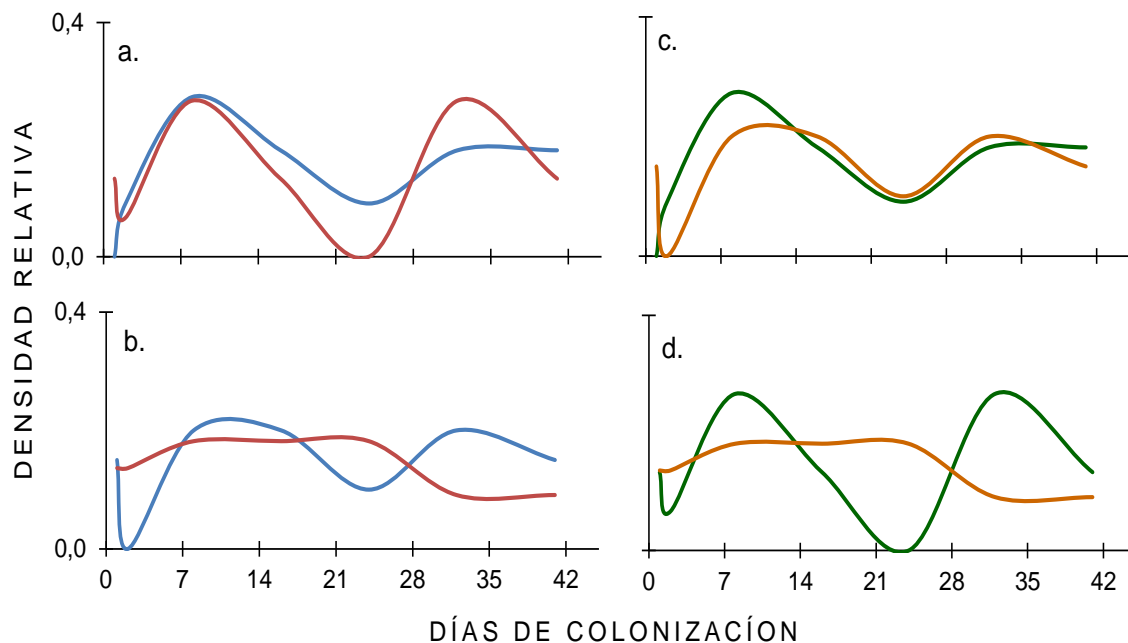
Figura 21. Modelos comparativos de colonización para el genero *Leptohyphes* en la época lluviosa (a), en la época seca (b), en el sustrato natural (c) y artificial (d). (—) Artificial; (—) Natural; (—) Lluvia; (—) Seca.

El genero *Baetodes* (Ephemeroptera: Baetidae) fue el cuarto mas abundante, para la época lluviosa la asociación entre sustratos fue alta (63%), el modelo lineal explico el 40% de la variabilidad de los datos, para ambos sustratos se alcanzo la mayor densidad a los 8 días del proceso y la tendencia se mantuvo similar para ambos (Figura 22 a). Mientras que en la época seca se observo una baja asociación entre los sustratos (3%) y la dinámica de colonización observada fue diferente (Figura 22 b), no se encontraron diferencias estadísticamente significativas ($P > 0.05$) (Tabla 4).

En el sustrato natural, la tendencia entre épocas se mantuvo similar durante el proceso (Figura 22 c), la asociación fue relativamente alta (53%) y el modelo lineal explico el 28% de la variabilidad de los datos, sin embargo se encontraron diferencias significativas ($P < 0.05$) (Tabla 4). Contrario a lo que se observo con los otros taxones, en el sustrato artificial los patrones de colonización fueron diferentes, para la época lluviosa se presentaron dos puntos máximos de individuos, el primero al día 8, seguido por una disminución y un ultimo pico el día 34 (Figura 22 d), la

asociación fue baja (27%) y se encontraron diferencias significativas ($P < 0.05$) (Tabla 4)

Figura 22. Modelos comparativos de colonización para el género *Baetodes* en la



época lluviosa (a), en la época seca (b), en el sustrato natural (c) y artificial (d).

(—) Artificial; (—) Natural; (—) Lluvia; (—) Seca.

El género *Smicridea* (Trichoptera: Hydropsychidae), fue el último de los cinco más abundantes; en la época lluviosa, a pesar de observarse en las curvas una tendencia opuesta, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas ($P > 0.05$), para el sustrato natural el proceso inicia con densidades altas y continúa en un descenso progresivo hacia el final del proceso; al contrario, en el sustrato artificial se inicia con valores bajos, luego alcanza el valor máximo el día 2 y disminuye progresivamente hacia el final (Figura 23 a), la asociación fue baja (5%) y el modelo lineal no explica la variabilidad de los datos (0%) (Tabla 4). En la época seca, los patrones de colonización fueron más dinámicos y se observaron tendencias opuestas entre los sustratos, para el sustrato natural el proceso inicia con pocos individuos y continúa aumentando con pequeñas fluctuaciones, hasta llegar al final del proceso, en el cual alcanza el punto más alto. Mientras que en el sustrato artificial se observaron dos puntos máximos, uno el día 14 y el 34, al

finalizar el periodo la densidad fue baja (Figura 23 b); la asociación entre sustratos fue del 31% y no se encontraron diferencias significativas ($P>0.05$).

Al analizar entre épocas, se observó que en el sustrato natural en la época lluviosa se alcanzó rápidamente el valor máximo, mientras que en la época seca el comportamiento fue más dinámico (Figura 23 c), sin embargo la asociación fue relativamente alta (54%), pero el modelo explico el 29% de la variabilidad. En tanto, para el sustrato artificial, los patrones de colonización observados fueron diferentes al inicio del proceso, sin embargo después del día 8 se mantuvieron con tendencias estables, aunque en la época seca se presentaron algunas variaciones (Figura 23 d). (Tabla 4).

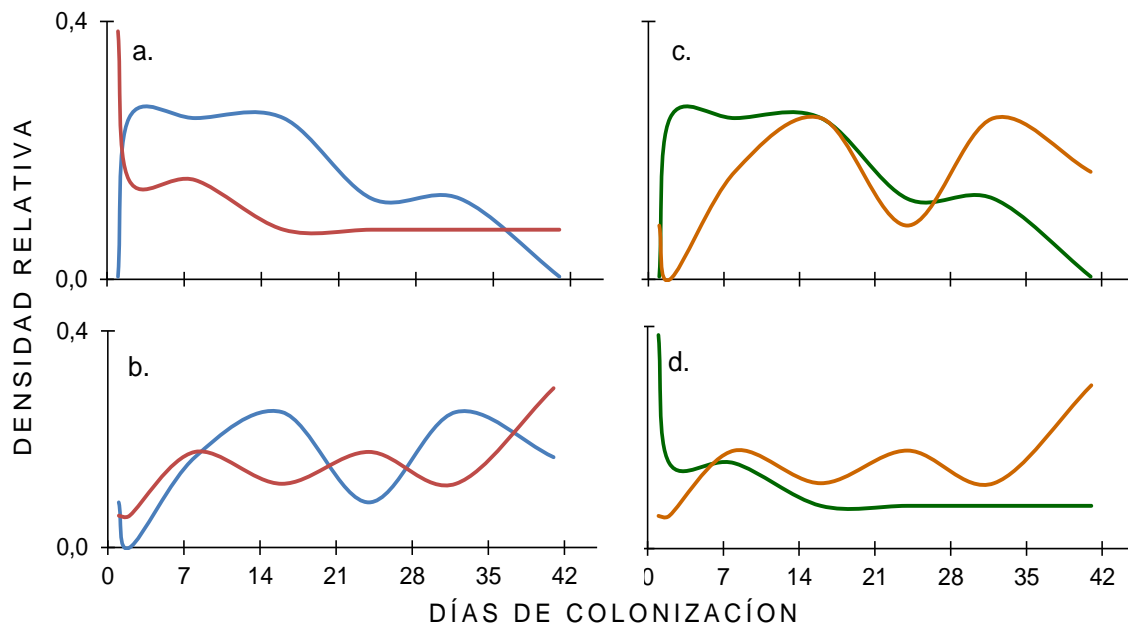


Figura 23. Modelos comparativos de colonización para el género *Smicridea* en la época lluviosa (a), en la época seca (b), en el sustrato natural (c) y artificial (d). (—) Artificial; (—) Natural; (—) Lluvia; (—) Seca.

Tabla 4. Comparaciones entre el tipo de sustrato y épocas climáticas para la densidad (No.m⁻²) de macroinvertebrados colonizadores. Nat= Sustrato natural, Art= Sustrato artificial; W= estadístico de Mann-Whitney (Wilcoxon); P= probabilidad; R²= R-Cuadrada; r_s= Coeficiente de correlación de Sperman; *=P<0.05; **=P<0.01.

	FACTOR	TRATAMIENTO	W	P	R ₂	r _s
SIMULIUM	LLUVIA					
		Nat Vs Art	705	0.256	0.14	0.37
	SECA					
		Nat Vs Art	635	0.793	0.15	0.39
	NATURAL					
		Lluvia Vs Seca	749	0.102	0.17	0.42
ARTIFICIAL						
		Lluvia Vs Seca	855	0.003*	0.71	0.83
ORTHOCLADINAE	LLUVIA					
		Nat Vs Art	736	0.07	0.15	0.38
	SECA					
		Nat Vs Art	776	0.055	0.26	0.51
	NATURAL					
		Lluvia Vs Seca	1106	0.000**	0.01	0.06
ARTIFICIAL						
		Lluvia Vs Seca	1120	0.000**	0.03	0.18
LEPTOHYPHES	LLUVIA					
		Nat Vs Art	674	0.387	0.75	0.87
	SECA					
		Nat Vs Art	693	0.335	0.01	0.12
	NATURAL					
		Lluvia Vs Seca	834	0.006**	0.05	0.24
ARTIFICIAL						
		Lluvia Vs Seca	841	0.003**	0.01	0.08
BAETODES	LLUVIA					
		Nat Vs Art	678	0.377	0.4	0.63
	SECA					
		Nat Vs Art	717	0.206	0.003	0.02
	NATURAL					
		Lluvia Vs Seca	837	0.005**	0.28	0.53
ARTIFICIAL						
		Lluvia Vs Seca	806	0.012*	0.07	0.27
SMICRIDEA	LLUVIA					
		Nat Vs Art	701	0.191	0	0.05
	SECA					
		Nat Vs Art	726	0.136	0.09	0.31
	NATURAL					
		Lluvia Vs Seca	709	0.208	0.26	0.54
ARTIFICIAL						
		Lluvia Vs Seca	689	0.261	0	0.05

10. DISCUSIÓN

Los periodos climáticos fueron determinantes en el comportamiento hidráulico de la parte media del río Gaira, se logro establecer que los regímenes de lluvias y sequias influyeron significativamente en la estructura de la comunidad de macroinvertebrados, este comportamiento es propio y definitivo en la hidrología de los ríos tropicales (Payne 1986). La periodicidad climática actúa directamente sobre el caudal y las variables hidrológicas asociadas y definen las estaciones de muestreo.

Lo anterior evidencia la susceptibilidad del río Gaira para ser influenciado por factores ambientales como la precipitación, el caudal, la velocidad de la corriente, la profundidad y la alteración física y química del agua.

10.1. CAMBIOS EN LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE MACROINVERTEBRADOS COLONIZADORES SEGÚN EL TIPO DE SUSTRATO.

Se comprobó que la densidad en sustratos naturales y artificiales no presento diferencias significativas, se valida esto evaluando toda la comunidad de macroinvertebrados y a los taxones más importantes; lo cual indica que ambos sustratos son físicamente parecidos, los sustratos artificiales son capaces de conservar la misma diversidad y estructura que los naturales por mantener los mismos espacios intersticiales y reproducir los mismos efectos físicos (Mackay 1992), por ser similares en la textura y forma (Sheldon 1984), lo cual permite que sean imitadas de forma parecida las condiciones del ambiente a ser muestreado (Guereschi 2004).

Los organismos más frecuentes en los sustratos fueron los insectos, estos presentan una estrecha asociación con el tipo de sustrato, al menos durante un periodo importante de su vida larvaria (Correia e Trivino-Strixino 2005). La

disponibilidad de alimento es otro factor importante en la diversidad y abundancia de un sustrato, ya que esto afecta en gran medida su sobrevivencia y crecimiento, pues el hábitat les brinda alimento y protección (De Souza 2008).

En ecosistemas loticos típicos de las zonas tropicales, la mayor densidad de organismos colonizadores es marcada por las familias Simuliidae y Chironomidae, estos organismos son colonizadores dominantes, además, debido a su condición eurioica se caracterizan como pioneros (De Souza 2008; Meier *et al.*, 1979), lo cual explica porque fueron pioneros al inicio de la colonización en la época lluviosa de este estudio, además están adaptados morfofisiológicamente para sobrevivir en ambientes hostiles (Cummins *et al.*, 2005).

En estudios de colonización con sustratos artificiales es importante validar el sustrato utilizado, esto se logro procurando que fuera lo mas similar al sustrato natural con el que fue comparado, esta validación es importante ya que permitirá recolectar organismos bentónicos empleando sustratos artificiales, además de adelantar estudios de biomonitorio, permitiendo recolectar organismos en zonas del rio donde se dificulta el muestreo con los métodos tradicionales.

10.2. RELACIÓN DEL CAUDAL CON LA DINÁMICA DE COLONIZACIÓN POR MACROINVERTEBRADOS ACUÁTICOS.

Los cambios en el caudal, modelados por la variabilidad del régimen pluviométrico, funcionan como factores determinantes en la estructuración de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos (Ramírez y Pringle 2001), lo que ocasiona diferencias significativas en la densidad de organismos en a lo largo del año, en este estudio la densidad de organismos fue significativamente mayor el época seca (73%), lo cual evidencia que los eventos que transporte de organismos están influenciados por eventos Hidrológicos (Ríos 2008) e hidráulicos (Wilcox *et al.*, 2008).

Townsend (1989) estableció que los disturbios físicos asociados con fluctuaciones en el caudal son factores determinantes en la estructuración de las comunidades de macroinvertebrados, muchos estudios han evaluado los efectos de disturbios sobre la comunidad de macroinvertebrados en escala local (Death 1996; Biggs *et al.*, 1999), sin embargo son pocos los que han evaluado los efectos de los cambios en el régimen del caudal sobre la dispersión y la distribución espacial (Lancaster & Hildrew 1993a; Robertson *et al.*, 1995; Palmer *et al.*, 1996; Matthaei *et al.*, 2000; Negishi *et al.*, 2002);

La falta de diferencias en la densidad de macroinvertebrados acuáticos colonizadores entre sustratos naturales y artificiales puede ser prueba que los organismos utilizan los microhábitats disponibles como los usados en este estudio, como refugio ante eventos hidrológicos extremos, no obstante los estudios de este tipo son aun escasos en el trópico (Negishi y Richardson 2006) y las causas de los movimiento entre diferentes microhábitats pueden estar altamente relacionadas con la disponibilidad de recursos tróficos y la depredación (Bo *et al.*, 2006).

La tasa de recolonización de microhábitats por macroinvertebrados acuáticos esta relacionada con la estacionalidad de deriva (Rios 2008), los organismos bentónicos se encuentran siempre propensos a ser arrastrados por la corriente, en varios ríos tropicales se ha encontrado en la época lluviosa mayores densidades de deriva que en la época seca (Rios 2008; Rodríguez-Barros 2007; Rodríguez-Barros *et al.*, 2007 Tamaris-Turizo 2009; Ramírez y Pringle 2001), por tal razón, la densidad de organismos colonizadores en la época seca es mayor que en la lluviosa, además la riqueza y diversidad de organismos derivantes tiende a aumentar con el caudal (Turcutte y Harper 1982; Rios 2008), en este estudio se estableció que la densidad y riqueza de macroinvertebrados acuáticos colonizadores es significativamente mayor en periodos de bajas precipitaciones.

Estudios previos desarrollados en Colombia demostraron que la variabilidad en el régimen hidrológico afecta los patrones de deriva (Rodríguez-Barros 2007; Tamaris-

Turizo 2009) y consecutivamente la dinámica de colonización (Amaya 2008), sin embargo, se necesitan estudios que relacionen consecutivamente el régimen hidrológico e hidráulico con la dinámica de los mecanismos de dispersión, tales como la colonización por diferentes medios (Bentónica, Intersticial), la deriva, la ovoposición y los patrones de emergencia de macroinvertebrados.

Como es de esperarse, para zonas tropicales la tasa de recolonización en piedras y sustratos artificiales fue rápida (16 – 24 días), es conocido que en esta zona los macroinvertebrados bentónicos presentan una alta resiliencia (Oliveira 2007, Rios 2008), lo cual los hace altamente resistentes al arrastre por la corriente, lo que lleva a una rápida recolonización de microhábitats después de una perturbación; en este estudio se encontró que la mayor densidad y riqueza de macroinvertebrados colonizadores se obtiene a los 8 días en la época de lluvias y a los 16 días en la época seca, excepto para la riqueza en la época lluviosa, la cual aumenta hacia el final del periodo de colonización; los que podría indicar que diferentes regímenes de perturbaciones llevan a diferentes patrones de colonización y diferentes patrones de estructuración de la comunidad.

Esta dinámica de colonización ha sido registrada en otros estudios de la región tropical (De Carvalho 2004; Wise y Molles 1978; Oliveira 2007; Rios 2008; Benson y Pearson 1987; Shaw y Minshall 1980), por lo que queda demostrado que es el periodo óptimo para la estabilización de la riqueza y densidad de la comunidad de macroinvertebrados, aunque la colonización de macroinvertebrados es mas rápida en apoca seca, lo cual puede deberse a la disminución de la precipitaciones y el caudal que arrastran organismos desde río arriba (Amaya 2008), lo cual coincide con lo planteado por Shaw y Minshall (1980) quienes afirmaron que la colonización es más rápida en verano que en invierno; todos estos factores conllevan a una mayor estabilidad en el sustrato, menor remoción de sedimentos, aumento de la materia orgánica (Allan 1995) y el aumento en la abundancia del perifiton que se presenta en este tramo del río Gaira durante esta época (Cabarcas 2011).

10.3. MODELOS DE COLONIZACIÓN DE MACROINVERTEBRADOS ACUÁTICOS A PARTIR DE LOS TAXONES MÁS REPRESENTATIVOS

En general, se presentaron diferencias en la dinámica de colonización que varían de acuerdo al grupo taxonómico, en ambos periodos climáticos y en los dos sustratos la colonización ocurre por parte de Diptera, Ephemeroptera y Trichoptera, dinámica que ha sido registrada en estudios previos (Amaya 2008; De Carvalho 2004; Oliveira 2007; Ríos 2008). Aunque en la época lluviosa los niveles de caudal fueron altos (incluso más altos del promedio, por ser periodo del fenómeno de la Niña) las densidades se mantuvieron relativamente altas, lo cual puede deberse a los postulados de la teoría del refugio (Brooks y Boulton 1991), quienes establecieron que el aumento del caudal causa inestabilidad en el sustrato, por lo que los organismos buscan refugio en sustratos más estables; y los patrones de deriva (Cover y Harrel 1978), quienes afirmaron que la recolonización por macroinvertebrados ocurre por efectos de la deriva y por movimientos aguas arriba. Este patrón fue descrito en un río tropical del Ecuador por Ríos (2008).

Entre los macroinvertebrados colonizadores, el género *Simulium* (Diptera: Simuliidae) fue el más abundante tanto en sustratos naturales como en artificiales. El patrón de distribución de estos organismos en los microhábitats es agregado y está influenciado por factores hidráulicos, tamaño y forma del sustrato y disponibilidad de alimentos (Adler *et al.*, 2004). Estos factores condicionan las preferencias del microhábitat por los simulidos, encontrándose principalmente en flujos de agua continuo y rápido, sobre sustratos libres de algas y sedimentos (Coscarón-Arias 2009). En este estudio se encontró una similitud alta entre los sustratos evaluados, en tanto, que épocas se evidencio una variabilidad significativa, lo que confirma su susceptibilidad a los cambios en la hidrología del sistema; en la época seca la densidad fue significativamente mayor, aunque estuvieron presentes en ambas épocas, lo cual indica que son capaces de colonizar rápidamente ambos sustratos; lo que les otorga características de colonizador

pionero en el proceso sucesional, lo cual es confirmado por la alta densidad en ambos sustratos y épocas al inicio del proceso de colonización.

El segundo taxón más representativo en densidad fue Orthocladinae (Diptera: Chironomidae), este grupo se ha reportado ampliamente como dominante en estudios de colonización en zonas neotropicales (De Carvalho 2004; Meier *et al.*, 1979; Ribeiro y Uieda 2006), estos organismos presentan un papel importante en el procesamiento de detritos y materia orgánica particulada fina (Paggi 2009). De acuerdo a lo encontrado en este estudio, fueron más abundantes en la época lluviosa, lo que posiblemente es causado por el arrastre del sedimento donde generalmente viven, generándose eventos de deriva catastrófica, así, buscan refugio en sustratos más estables como los usados en el presente trabajo, por ello cuando los aumentos repentinos del caudal cesan, la comunidad tiende a mantenerse estable con baja densidad. Estas características le proporcionan habilidades de colonizador oportunista (Freitas *et al.*, 2008).

Leptohyphes (Ephemeroptera: Leptohyphidae) y Baetodes (Ephemeroptera: Baetidae), fueron los dos taxones de Ephemeroptera más representativos, presentaron patrones de colonización similares, encontrándose diferencias significativas entre épocas; en la época lluviosa la variabilidad de la densidad fue evidente, mientras que en la época seca la tendencia se mantuvo relativamente estable, lo cual puede indicar que se encuentran altamente expuestos a las perturbaciones del hábitat. Amaya (2008) encontró que los géneros de Ephemeroptera fueron más abundantes en la época lluviosa, lo cual explica con la alta capacidad nadadora y los altos requerimientos de oxígeno, sin embargo, en este estudio el patrón de colonización fue contrario, lo cual puede estar relacionado con las diferentes adaptaciones ambientales que presenta un mismo taxón en diferentes zonas (Zúñiga *et al.*, 1994; Domínguez y Fernández 2009).

Esto lleva a considerar la necesidad de tener en cuenta en estudios de este tipo, no solo el efecto de las variables hidráulicas e hidrológicas sobre los mecanismos de

dispersión, sino también las adaptaciones morfofisiológicas y comportamentales a un ambiente específico por un mismo taxón.

El género *Smicridea* (Trichoptera: Hydropsychidae) se encuentra generalmente asociado a bajo caudal y velocidad de la corriente, por lo que es común que las mayores abundancias se presenten en la época seca (Allan y Castillo 2007), no obstante la construcción de hábitáculos les ayuda a contrarrestar su limitada capacidad nadadora (Wiggins 2004) y los efectos de la corriente del agua (Margalef 1983). En este grupo, la periodicidad climática no afectó la densidad, de los grupos principales, este fue el único que no presentó diferencias significativas entre épocas, esto puede atribuirse a la resistencia que presentan al flujo gracias a sus hábitáculos. Sin embargo, en contrario a lo encontrado por Amaya (2008) en un río de Boyacá, la densidad fue mayor en la época seca, lo que puede indicar que la abundancia de este taxón está más relacionada a la variabilidad hidrológica que a su comportamiento.

En general, los dípteros, efemerópteros y tricópteros fueron los grupos de macroinvertebrados acuáticos que presentaron la mayor abundancia de colonización, tanto en sustratos naturales y artificiales; estos grupos son conocidos por su amplia distribución en Colombia (Zúñiga *et al.*, 1994; Domínguez y Fernández 2009). No obstante, la similitud entre sustratos y a alta variación entre épocas climáticas podría indicar que existe una constante dinámica en el movimiento entre microhábitats y hacia la zona hiporreica, los que en gran medida están regulados por los cambios hidrológicos, generando una continua deriva y el uso de sustratos disponibles como refugios temporales.

11. CONCLUSIONES

Con el presente trabajo se logro dar una síntesis general sobre el efecto de la periodicidad climática sobre la estructuración de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos; además del papel de un sustrato artificial como microhábitat, en comparación a su equivalente natural; se identificaron los principales taxones en el proceso sucesional de colonización en un río Tropical de montaña.

Lamberti y Resh (1985) concluyeron que usualmente los sustratos artificiales generan una mejor precisión en los datos obtenidos al compararlo con sustratos naturales; con este trabajo se comprobó que los sustratos artificiales son adecuados para los muestreos de macroinvertebrados acuáticos, no solamente por ser fáciles de instalar, sino también porque permiten obtener muestras de todo el tramo y de secciones inaccesibles para los métodos tradicionales. Además de ser una importante herramienta para estudios de colonización, también pueden ser usados para evaluaciones de biodiversidad de macroinvertebrados acuáticos en pequeños ríos tropicales.

Se demostró que un periodo de 42 días es apropiado par realizar estudios de colonización, por alcanzarse la mayor densidad y riqueza, lo que confirma la alta resiliencia de los macroinvertebrados bentónicos tropicales, reportada en estudios previos; en tanto, para los ríos de zonas templadas se ha encontrado que el periodo para alcanzar una muestra significativa es después de los 30 días, incluso en estudios de 60 días el aumento en la riqueza continua; comprobándose así, que los mecanismos que estructuran las comunidades de macroinvertebrados acuáticos tropicales, no pueden estudiarse en base a las teorías e hipótesis de las zonas templadas.

La riqueza y densidad de macroinvertebrados acuáticos colonizadores mostro disminuir con el aumento de las precipitaciones y el caudal, lo que confirma que el

régimen hidrológico e hidráulico son factores determinantes en la estructuración de las comunidades bentónicas y están asociados a los movimiento que realizan los organismos; sin embargo se hace necesario evaluar la relación de diferentes mecanismos de dispersión tales como, la deriva y la emergencia con la estructura de las comunidades bentónicas.

La colonización de sustratos disponibles es un mecanismo continuo en los ríos tropicales, con estos estudios se puede obtener información importante para la recuperación de sectores previamente disturbados; desde este punto de vista, los pequeños ríos de montaña tropical, brindan una importante herramienta para el conocimiento de los procesos limnológicos

La dominancia en los patrones de colonización estuvo marcada por Simulium, Orthocladinae, Leptohyphes, Baetodes y Smicridea; organismos pertenecientes a los Diptera, Ephemeroptera y Trichoptera; estos grupos son dominantes y pioneros en el proceso de colonización. Existe una interrelación entre los sustratos disponibles y la fauna bentónica, ya que estos grupos son dominantes también el la fauna del bentos, a su vez los organismos menos representativos en la colonización, tales como los Acari y Oligochaeta, son poco representativos en la fauna bentónica de estos ríos.

12. BIBLIOGRAFÍA

- Allan, J.D., Y M. M. Castillo. 2007. Stream ecology: structure and function of running waters. Second Edition. Springer, 436p.
- Amaya, A. 2008. Colonización de Sustratos artificiales por macroinvertebrados: Influencia de las Variables Hidrológicas p: 167-180. En: Donato, J. Ch. 2008. Ecología de un Río de Montaña de los Andes Colombianos (Río Tota, Boyacá). Ed: Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias, Departamento de Biología. 1ª Edición. Bogotá – Colombia. ISBN: 978-958-719-040-3.
- Benzie, J. A. H. 1984. The colonization mechanisms of stream benthos in a tropical river (Menik Ganga: Sri Lanka). *Hydrobiologia* 111:171–179.
- Bergey, A. E. 2006. Measuring the surface roughness of stream stones. *Hydrobiologia* 563:247–252.
- Bo, T., Cucco, M., Fenoglio, S., & Malacarne, G. 2006. Colonisation patterns and vertical movements of stream invertebrates in the interstitial zone: a case study in the Apennines, NW Italy. *Hydrobiologia*, 568(1), 67-78.
- Boulton, A. J. 1988. Over-summering refuges of aquatic macroinvertebrates in two intermittent streams in Central Victoria. *Transactions of the Royal Society of South Australia* 113:23–24.
- Boulton, A. J., S. E. Stibbe, N. B. GRIMM, Y S. G. FISHER. 1991. Invertebrate recolonization of small patches of defaunated hyporehic sediments in a Sonoran Desert stream. *Freshwater Biology* 26:267–277
- Carvalho, E. M. de; Uieda V. S. Colonização de macroinvertebrados bentônicos em substrato artificial e natural em um riacho da serra da Itatinga, São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 21, n. 2, p. 287-293, jun. 2004.
- Clarke KR (1993) Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust J Ecol* 18, 117-143.
- Clarke, K. R. & R. M. Warwick. 2001. Changes in marine communities: An approach to statistical analysis and interpretation. 2nd edition. PRIMER-E: Plymouth. 144 pp.
- Clinton, S. M., N. B. Grimm, Y S. G. Fisher. 1996. Response of a hyporehic invertebrate assemblage to drying disturbance in a desert stream. *Journal of the North American Benthological Society* 15:700–712.

Conell, J. H. Y R. O. Slatyer. 1978. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119-1144.

Correia, L. C.S. & Trivinho-Strixino, S. Chironomidae (diptera) em Substratos Artificiais num pequeno Reservatório: Represa do Monjolinho, São Carlos, São Paulo, Brasil. *Entomologia e Vectores*. 12 (2): 265-274, 2005.

Cummins, K. Merritt, R. Y P. Andrade. 2005. The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected streams and rivers in south Brazil. *Studies on Neotropical Fauna y Environment*. ;40(1):69-89.

Cushing, C. E., Y W. L. Gaines. 1989. Thoughts on recolonization of endorheic cold desert spring-streams. *Journal of the North American Benthological Society* 8:277–287.

Delucchi, C. M. 1989. Movement patterns of invertebrates in temporary and permanent streams. *Oecologia* 78:207.

Dodds, W. K. 2002. Freshwater ecology. Concepts and environmental applications. Academic Press. 569 p.

Doeg, T. J., R. Marchant, M. Douglas, Y P. S. LAKE. 1989. Experimental colonization of sand, gravel and stones by macroinvertebrates in the Acheron River, southeastern Australia. *Freshwater Biology* 22:57–64.

Domínguez, E. Y H. Fernández (Eds.). 2009. Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos. Sistemática y biología. Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina. 656 pp.

Dudgeon, D., 1993. The effects of spate-induced disturbance, predation and environmental complexity on macroinvertebrates in a tropical stream. *Freshwater Biology*, 30(2), pp.189-197

Fernández, H Y E. Domínguez. (EDS.). 2001. Guía para la determinación de los artrópodos bentónicos sudamericanos. Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina. 282pp.

Fisher, S.G. 1983. Sucession in Streams. In: Application and Testing of General Ecological Theory. En: Barnes, J.R. y Minshall, G.W. eds. Plenum Press. New York. 7-27 pp.

Fisher, S.G. 1990. Recovery processes in lotic ecosystems: Limits of successional theory. *Environmental Management*, 14(5): 725-736.

- Frayter, V., E. Jimenez, R. Pabon Y O. Valero. 2000. Plan de manejo integral de la Cuenca Hidrográfica del Río Gaira. Tesis Ingeniero Agrónomo y Economía, Universidad del Magdalena, Santa Marta. Colombia, 46-47p.
- Frisell, C.A., W.J. Liss, C.E. Warren & M.D. Hurley. 1986. A hierarchical framework for stream classification: viewing streams in a watershed context. *Environ. Manag.* 10: 199-214.
- Giller, P. S. Y B. Malmqvist. 1998. The biology of Streams and Rivers. New York, USA. Oxford University Press Inc. 296p.
- Giller, P. S., Y R. N. B. Cambell. 1989. Colonization patterns of mayfly nymphs (Ephemeroptera) on implanted substrate trays of different size. *Hydrobiologia* 178:59–71.
- Gore, J. A. 1982. Benthic invertebrate colonization: source distance effects on community composition. *Hydrobiologia*. 94:183–193.
- Gray, L. J., y S. G. Fisher. 1981. Postflood recolonization pathways of macroinvertebrates in a lowland Sonoran desert stream. *American Midland Naturalist* 106:249–257.
- Grimaldo, M. 2001. Inventario de macroinvertebrados asociados a las macrófitas en el río Gaira (Colombia). Tesis de Pregrado, Facultad de Ciencias Básicas, Universidad del Magdalena, Colombia, 41p
- Guereschi, R.N. 2004. Macroinvertebrados Bentônicos em córregos da estação Ecológica de Jataí, Luiz Antônio, SP: subsídios para Monitoramento Ambiental. Tese de Doutorado, Universidade Federal de São Carlos – SP, 82p.
- Gullan, P. J. y P. S. Craston. 1994. The insects, an outline of Entomology. Great Britain, Oxford. Chapman y Hall. 491p.
- Hansen, E. A. Y G. P. Closs. 2007. Temporal consistency in the long-term spatial distribution of macroinvertebrate drift along a stream reach. *Hydrobiologia*. 575:361–371.
- Hauer, F.R. Y V.H. Resh. 2007. Macroinvertebrates, p. 452-471. *En*: F.R. Hauer y G.A. Lamberti (Eds). *Methods in stream ecology*. San Diego, Academic Press, 674 p.
- Humphries, S. 2002. Dispersal in drift-prone macroinvertebrates: A case for density-independence. *Freshwater Biology* 47:921–929.
- Hurn, A. D., Y K. E. Gibbs. 1999. Riparian sedge meadows in Maine: A macroinvertebrate community structured by river-floodplain interaction. Pages 363–382 in D. P. Batzer, R. B. Rader, and S. Wissinger (Eds). *Invertebrates in*

Freshwater Wetlands of North America: Ecology and Management. John Wiley and Sons, New York.

Hynes, H.B. 1970. The ecology of running waters. Canada, University of Toronto Press, 555p.

Jacobsen, D., C. Cressa, J. M. Mathooko, Y D. Dudgeon. 2008. Macroinvertebrates: Composition, Life Histories and Production, p. 65-105. En: Dudgeon, D. (Eds) Tropical Stream Ecology. Academic Press. USA. 316 p.

Johnson, C.G. 1969. Migration and dispersal of insects byflight. Methuen. London. 763 pp. En: Velasco, J., A. Millán y L. Ramírez-Díaz. 1993. Colonización y Sucesión de Nuevos Medios Acuáticos I. Composición y Estructura de las Comunidades de Insectos. Limnética, 9:73-85.

Ken M, Y Walter K. Dodds. 2004. Resistance and resilience of macroinvertebrate assemblages to drying and flood in a tallgrass prairie stream system. Hydrobiologia 527: 99–112.

Lake, P.S., Y T. J. Doeg. 1985. Macroinvertebrate colonization of stones in two upland southern Australian streams. Hydrobiologia 126:199–212.

Lamberti, G.A. & Resh, V., 1985. Comparability of introduced tiles and natural substrates for sampling lotic bacteria, algae and macro invertebrates. Freshwater Biology, 15(1), pp.21-30.

Mackay, R. J. 1992. Colonization by lotic macroinvertebrates: A review of patterns and processes. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science 49:617–628.

Margalef, R. 1993. Teoría de los sistemas ecológicos. Publicacions Universitat de Barcelona.

Mccormick y J. R. Stevenson. 1991. Mechanisms of benthic algae succession in lotic environments. Ecology 75: 1835- 1848.

Meier, P. G., D. L. Penrose & L. Polak, 1979. The rate of colonization by macro-invertebrates on artificial substrate samplers. Freshwat. Biol. 9: 381–392.

Merritt, R. W Y K. W. Cummins 1996. An introduction to the aquatic insects of North America. Iowa, USA. Kendall-Hunt Publishing Company. 862 pp.

Minshall, G. W. 1984. Aquatic insect-substratum relationships. 358–400 pp. En V. H. Resh and D. M. Rosenberg (Eds.) The Ecology of Aquatic Insects. Praeger, New York, NY.

Negishi, J. N. and Richardson, J. S. 2006. An experimental test of the effects of food resources and hydraulic refuge on patch colonization by stream macroinvertebrates during spates. *Journal of Animal Ecology*, 75: 118–129.

Odum, E. P. 1994. *Ecología*. Ed Continental S.A. México.

Payne, A. I. 1986. *The ecology of tropical lakes and rivers*. John Wiley & Sons, Chichester. New York. 301 pages.

Peckarsky, B. L. 1986. Colonization of natural substrata by stream benthos. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 43:700–709.

Prosierra – Fundación Prosierra Nevada de Santa Marta. 1998. *Evaluación Ecológica Rápida de la Sierra Nevada de Santa Marta. Definición de Áreas Críticas para la Conservación de la Sierra Nevada de Santa Marta*. Ministerio del Medio Ambiente, UAESPNN The Nature Conservancy –USAID- Embajada de Japón.

Quinn, G. P., Y Lake, P. S., Schreiber, E. S. G. 1998. A comparative study of colonization by benthos in a lake and its outflowing stream. *Freshwater Biology* 39, 623-635.

Ríos Touma, B., 2008. Invertebrate Drift and colonization Processes in a Tropical Andean Stream. In *Comunidades de Macroinvertebrados en un Río Altoandino: Importancia del Microhabitat, Dinámica de la Deriva y Relevancia de la Ovoposición*. Tesis Doctoral, Departament De Ecologia, Universitat de Barcelona, p. 154.

Rueda-Delgado G., G. Cotes, E. Carbonó, W. López, M. Cantillo D. Serna Y C. Tamaris. 2005. Lineamientos de una programa de aseguramiento de la oferta hídrica del río Gaira a partir de la integralidad biológica de la cuenca, Serranía San Lorenzo, Colombia (Magdalena). Convenio Dadma-Universidad del Magdalena, Santa Marta, Colombia.

Sheldon, A. L. 1984. Colonization dynamics of aquatic insects. 401–429 pp. En V. H. Resh y D. M. Rosenberg (Eds). *The Ecology of Aquatic Insects*. Praeger, New York, NY. 3 69 – 76.

Sierra-Labastidas, Tatiana K. Y Reyes-Picon, Shisley A. 2005. Aproximación a la Producción Secundaria de *Anacroneuria* (Plecoptera: Perlidae), en el río Gaira, Hacienda la Victoria. (Tesis para optar el título de Biólogo). Universidad Del Magdalena, Santa Marta – Colombia.

Smock, L. A. 1994. Movements of invertebrates between stream channels and forested floodplains. *Journal of the North American Benthological Society* 13:524–531.

Söderström, O. 1987. Upstream movements of invertebrates in running waters - A review. *Archiv für Hydrobiologie* 111:197–208.

Sournia, A. 1982. Form and function in marine phytoplankton. *Biological Review* 57: 347-394.

Souza De, F. Abílio. P, Y Ribeiro L. 2008. Colonização e Sucessão Ecológica do Zoobentos em Substratos Artificiais no Açude Jatobá I, Patos – PB, Brasil. *Revista de Biologia e Ciências da Terra*. 8(2): 125-144.

Tamaris, C., 2009. Transporte de materia orgánica y deriva de macroinvertebrados acuáticos a lo largo de un río tropical, Tesis de Maestría, Universidad del Magdalena.

Tamarís-Turizo, C. E, Y López-Salgado, H. J. 2006. Aproximación a la Zonificación Climática de la Cuenca del Río Gaira. *Intropica* 3:69-76.

Thorp, J. H., E. M. Mcewan, M. F. Flynn, Y F. R. Hauer. 1985. Invertebrate colonization of submerged Wood in a cypress-tupelo swamp and blackwater stream. *American Midland Naturalist* 113:56–68.

Vannote, R. L., G. W. Minshall, K. W. Cummins, J. R. Sedell y C. E. Cushing, 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 130-137.

Wiggins, G.B. 1996. Larvae of the North American Caddisfly Genera (Trichoptera). University of Toronto Press, Tor-onto, 457 pp.

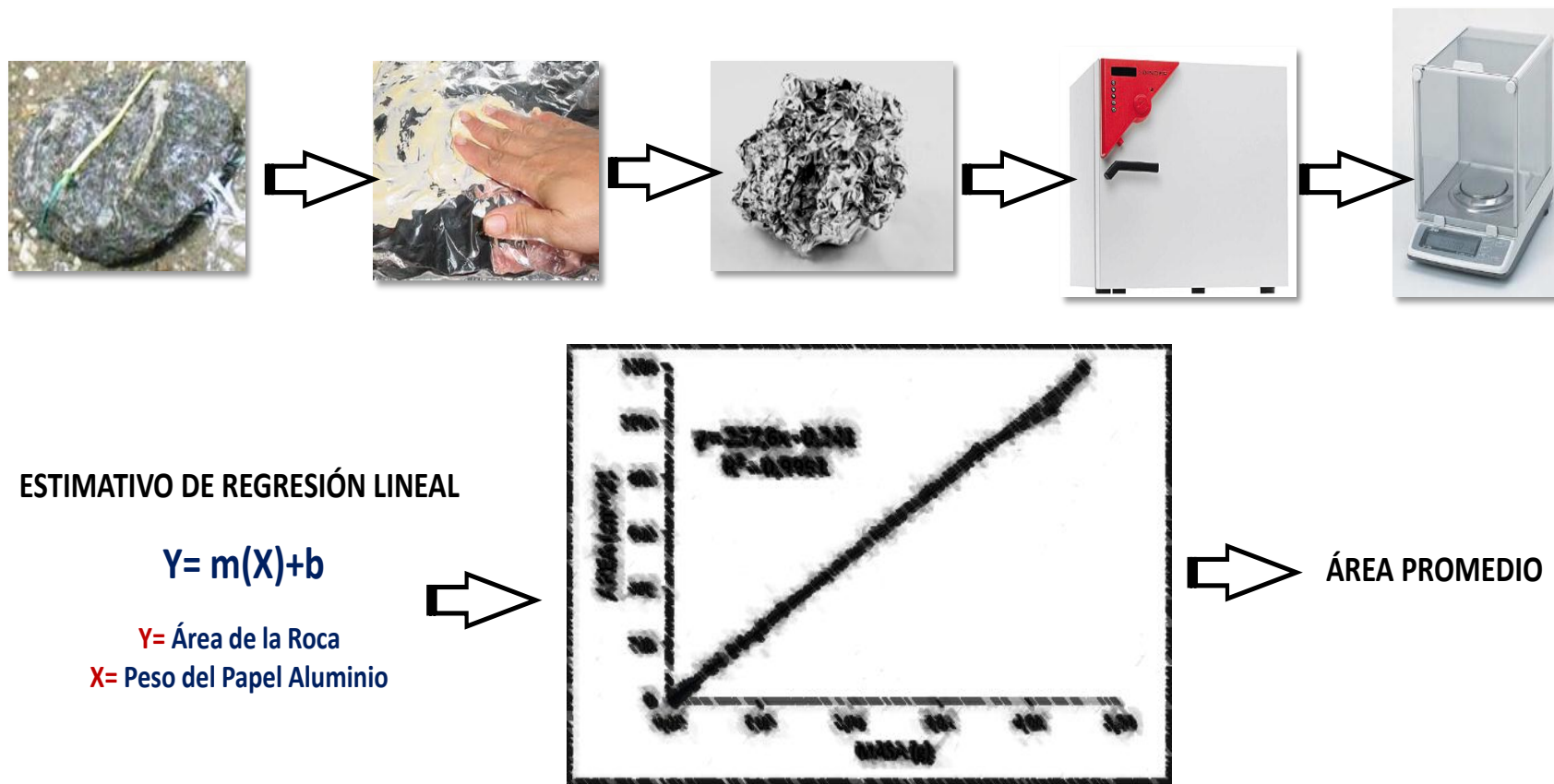
Wiggins, G.B. 2004. Caddisflies: the underwater architects. University of Toronto Press, Toronto, 292 pp

Wilcox, A. C., Peckarsky, B. L., Taylor, B. W. & Encalada, A. C. 2008. Hydraulic and geomorphic effects on mayfly drift in high-gradient streams at moderate discharges. *Ecohydrology*, 1: 176–186.

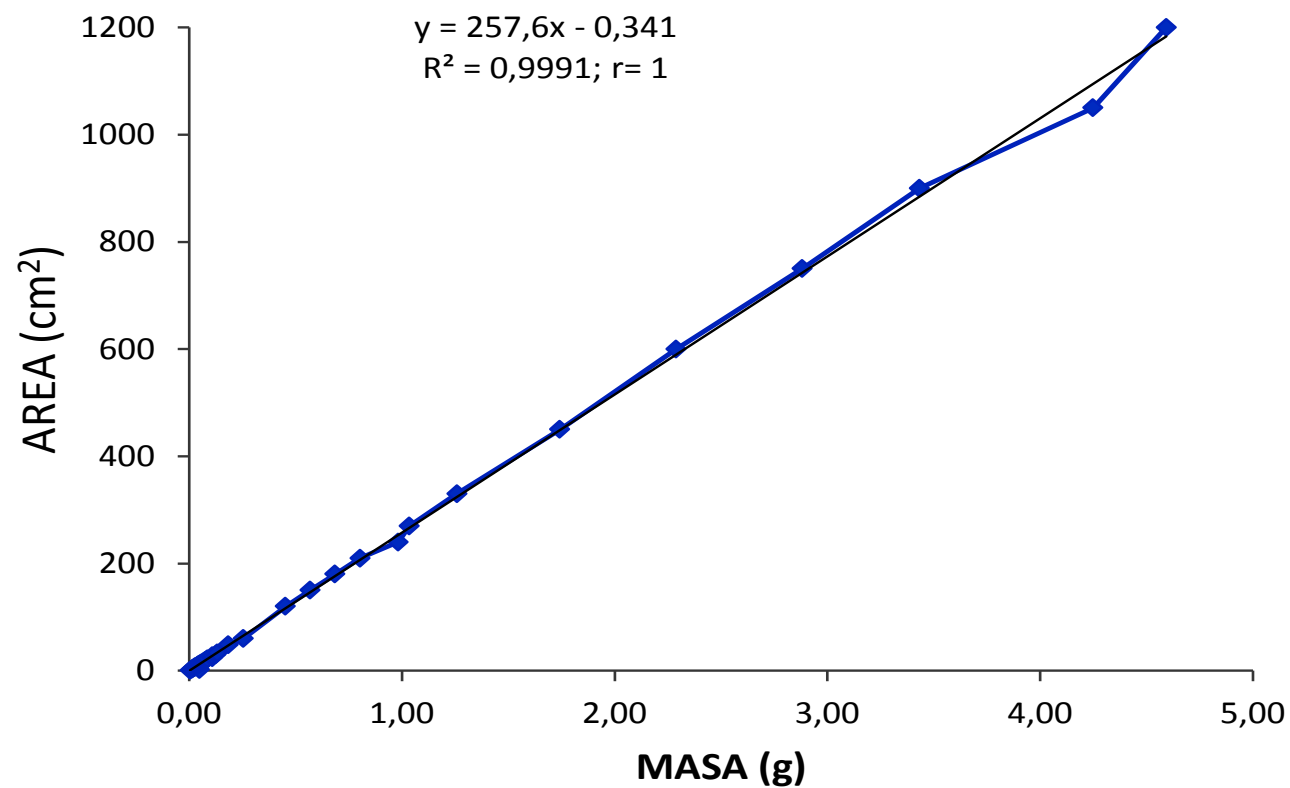
Williams, D. D. 1980. Temporal patterns in recolonization of stream benthos. *Archiv für Hydrobiologie*. 90:56–74.

Zúñiga; M. del C., de Hernández, A.M.R. y Serrato, C., 1994. Interrelación de Indicadores Ambientales de Calidad en Cuerpos de Aguas Superficiales del Valle del Cauca. *Revista Colombiana de Entomología*, 20(2), pp.124-130.

ANEXOS



Anexo 1. Esquema sintetizado del procedimiento para determinar el área de las piedras usadas como sustrato natural.



Anexo 2. Grafico del modelo lineal usado para calcular el área de las piedras usadas como sustrato natural.

TAXA	1				2				8				16				24				32				42				TOTAL
	Art		Nat		Art		Nat		Art		Nat		Art		Nat		Art		Nat		Art		Nat		Art		Nat		
	E1	E2	E1	E2	E1	E2	E1	E2	E1	E2	E1	E2	E1	E2	E1	E2	E1	E2	E1	E2	E1	E2	E1	E2	E1	E2	E1	E2	
Diptera																													
Chironomidae																													
Chironominae	2		4				3	1	6	2	2					2				1	6			6		10		45	
Orthocladinae	1	11		34		71	4	32	3	36	10	329	2	181	22	303		125	8	125	10	41	37	81	8	63	9	120	1666
Tanypodinae		16			1	27		1	3	24	5				4	31					2		5	4		33		156	
Simuliidae																													
Simulium	3	18	10	46	5	4	5	17	1	68	1	71	11	24	12	34	2	51	11	98	10	14	95	3	6	22	10	6	658
Psychodidae																													
Maruina																		1							3		1	2	7
Ceratopoginidae																													
Atrichopogon																									2		1		3
Dixidae																													
Dixella																		1								2			3
Blapharoceridae																													
Limonicola												2																	2
Tipulidae																													
Tipula																				1						1			2
Empididae																													
Chelifera																										1		1	2
Tabanidae																													
Tabanus																									1				1
Ephemeroptera																													
Baetidae																													
Baetodes		3	2	4	2		1	4	5	20	5	24	3	7	3	19	1	2		31	2	8	10	18	3	22	2	22	223
Prebaetodes			2		2		3								2			2				18		4		2	1	16	52
Leptohyphidae																													
Leptohyphes		2		6	2	4		8	10	7	14	20	2	17	4	17		9	3	15	3	11	14	6	4	5	4	10	197
Tricorythodes			1	1	4	1	1		2		9	1	1	3	5	1	3		6				1	1	3	2	3	7	56
Leptophlebiidae																													
Farrodes											1																2		3
Traulodes						1			1																				2
Oligoneuriidae																													
Lachlania																					1		3						4
Calamoceratidae																													

Phylloicus	2																								2		
Trichoptera																											
Hydropsychidae																											
Leptonema	2	2			1	5	4	21	6	3	4	1	2	2	4	6	15		3	28	7	3	28	2	42	191	
Smicridea	1	12	2	4	4	2	5	2	9	15	2	7	3	8	3	3	1	14	1	6	6	10		16	1	27	164
Calamoceratidae																											
Phylloicus	1				1	1	2		2	1		1	1	1	1	2				1	1				1	18	
Glossosomatidae																											
Atopsyche																			1							1	
Culoptila							1						1										1			3	
Protoptila																									8	8	
Hydrobiosidae																											
Atopsyche	1						1	1								1	1				1			1		7	
Hydropsychidae																											
Smicridea				1		5																				6	
Hydroptilidae																											
Leucotrichia																	1									1	
Matrichia					2									2		1										5	
Helicopsychidae																											
Helicopsyche				1																				1	1	3	
Leptoceridae																											
Nectopsyche												1													1	2	
Coleoptera																											
Elmidae																											
Heterelmis	1		2	1	6	3	13		22	1	3	1	53		3		19	2		7		2	1	2		142	
Microcyloepus	1					1	1		10	1			2	1			1		2	1	1	3		1	1	27	
Phanocerus			2		3	1	1		5		3	1	5	2	3	1	3	4	1	2		1			1	39	
Lutrochidae																											
Lutrochus			1										2							1				1		5	
Psefenidae																											
Psefenus													2				1									3	
Plecoptera																											
Perlidae																											
Anacroneuria	2	3		6		7		22		26	3			2	2	2	1	5	1		6		1	1	3		93
Annelida																											
Tubificidae																											
Tubifex								4		6		8	1			2	1	1		1		1				25	

Odonata															
Libellulidae															
	Dythemis			1		11		2		1		1		1	2
Coenagrionidae															
	Acantagrion									1	1				2
Lepidoptera															
Pyralidae															
	Pyralidae	1	1	1		5	2	3		1	1		1	1	2
Acari															
Acari															
	Acari	2	1	1		3	1	4	1		1		2	1	1
Basommatophora															
Planorbidae															
	Planorbidae		1			4			1	1	1			1	3
Megaloptera															
Corydalidae															
	Corydalus	1	1		1				1			1	2	1	1
Hirudine															
Hirudine															
	Hirudine	2												2	1
Decapoda															
Trychodactylidae															
	Trychodactylidae										1				1

Anexo 3. Abundancia general de los grupos taxonómicos registrados durante el estudio. (1 2 8 16 24 32 42) = días de colonización; Nat= sustrato natural; Art= sustrato artificial; E1= época lluviosa; E2= época seca.